

Arktis-alpiinisten kasvien ja jäkälien lajirunsauteen vaikuttavien
tekijöiden tarkastelu rakenneyhtälömallien avulla

Maantiede
Luonnonmaantiede

Joona Koskinen
2019

Ohjaaja:
Miska Luoto

HELSINGIN YLIOPISTO – HELSINGFORS UNIVERSITET – UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto – Fakultet/Sektion) Faculty Matemaattis-luonnontieteellinen		Laitos – Institution) Department Geotieteiden ja maantieteen laitos
Tekijä – Författare) Author Joona Koskinen		
Työn nimi – Arbetets title) Title Arktis-alpiinisten kasvien ja jäkälien lajirunsauteen vaikuttavien tekijöiden tarkastelu rakenneyhtälömallien avulla		
Oppiaine – Läroämne) Subject Luonnonmaantiede		
Työn laji – Arbetets art) Level Pro gradu -tutkielma	Aika – Datum – Month and Year Helmikuu 2019	Sivumäärä – Sidoantal – Number of Pages 62
<p>Tiivistelmä – Referat) Abstract</p> <p>Arktis-alpiininen tundra on globaalisti suhteellisen vähälajinen ja melko laajasti tunnettu ympäristö, jonka eliöyhteisöön vaikuttavien tekijöiden merkityksistä on tehty paljon tutkimusta. Tehdyssä tutkimuksessa on käytetty monia menetelmiä, mutta usein yhden selittävän tekijän lineaarisia regressiomalleja. Ekosysteemin laajemmalle ymmärrykselle on kuitenkin tarvetta. Rakenneyhtälömallinnuksessa (structural equation modelling, SEM) havaintoja tarkastellaan kaikkien muuttujien välisenä vaikutuskertoimien verkkona ja eri hierarkiatasojen muuttujien suhteellinen merkitys putkilokasvi, sammal- ja jäkäläyhteisössä otetaan huomioon. SEM auttaa tarkastelemaan arktis-alpiinisen ympäristön tuottajien lajirunsauteen vaikuttavia tekijöitä kokonaisuutena. Tässä tutkimuksessa käytettiin rakenneyhtälömallinnusta selvittämään, miten subarktisen ympäristön tekijät vaikuttavat putkilokasvien, sammalten ja jäkälien lajirunsauteen.</p> <p>1200 tutkimusalaan kattava aineisto kerättiin Pohjois-Norjasta 165 km² kokoiselta alueelta. Jokainen tutkimusala sisälsi 4 kappaletta 1 m² kokoista ruutua, joista jokaisesta määritettiin putkilokasvit, sammat ja jäkälät. Ympäristömuuttujina käytettiin topografiaa, tehoisaa lämpösummaa, NDVI:a, maaperän ominaisuuksia ja säteilyä. Merkittävin lajirunsauteen vaikuttava tekijä oli vihreän kasvillisuuden määrä (NDVI), jonka vaikutus kaikkien ryhmien lajirunsauteen oli unimodaali: NDVI:n kasvu lisäsi lajirunsautea tiettyyn pisteeseen asti, mutta kaikista vihreimmillä alueilla lajirunsaus oli pienempi. NDVI:in vaikuttivat kasvukauden tehoisa lämpösumma ja lumen sulamispäivämäärä. Merkittävimmät vaikutukset olivat samankaltaisia kaikissa malleissa. Lumen vaikutus oli unimodaali putkilokasveihin ja jäkäliin, sammaliin vaikutus oli suora ja positiivinen. Muita merkitseviä tekijöitä olivat suhteellinen korkeus, säteily ja maaperän ravinteisuus. Maaperämuuttujalla ei havaittu vaikutusta jäkälien lajirunsauteen, kasveihin vaikutus oli positiivinen. Lämpötilan suora vaikutus kaikille lajiryhmille oli negatiivinen.</p>		
Avainsanat – Nyckelord) Keywords arktis-alpiininen ympäristö, putkilokasvit, sammat, jäkälät, rakenneyhtälömalli		
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Kumpulan kampuskirjasto, Helsingin yliopisto		
Muita tietoja) Övriga uppgifter) Additional information		

HELSINGIN YLIOPISTO – HELSINGFORS UNIVERSITET – UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto – Fakultet/Sektion) Faculty Faculty of science		Laitos – Institution) Department Department of geosciences and geography	
Tekijä – Författare) Author Joona Koskinen			
Työn nimi – Arbetets title) Title Examining arctic-alpine vegetation with structural equation models			
Oppiaine – Läroämne) Subject Physical geography			
Työn laji – Arbetets art) Level Master's thesis		Aika – Datum – Month and Year February 2019	Sivumäärä – Sidoantal – Number of Pages 62
Tiivistelmä – Referat) Abstract			
<p>Arctic-alpine tundra is relatively species-poor and well-studied environment, in which extensive study has been done regarding the impact of different factors on species composition. Several methods have already been used, but often simple linear regression with one explaining factor. Still, there remains a need for deeper understanding of ecosystem function. Structural equation modelling (SEM) views the data as a net of factors and the relative significance of factors on different levels of hierarchy in vascular plant, moss and lichen groups can be considered. This way SEM can be utilized to examine the factors affecting arctic-alpine species composition. In this study, structural equation modelling was used to discern effects of varying environmental factors on subarctic vascular plants, mosses and lichens.</p> <p>1200 study sites were collected from study area of 165 km² in Northern Norway. Each of the sites contained four 1 m² squares, in each of which the vascular plants, mosses and lichens were identified. Topography, growth degree days, NDVI, snow melt day, soil qualities and radiation were used as factors determining the species richness. The most significant factor was the amount of green vegetation (reflected by the NDVI), which had a unimodal effect. Increasing NDVI had a positive effect on species diversity to a certain point, but in the greenest areas diversity was lower. NDVI was mostly affected by growth degree days and snow melt day. The most important effects were similar in all models. Snow melt day had a unimodal effect on vascular plants and lichens, linear and positive effect on mosses. Other significant factors were relative topography, radiation and soil quality. Soil factor didn't influence lichen diversity, but a positive effect on plants. The direct effect of temperature to all taxa was negative.</p>			
Avainsanat – Nyckelord) Keywords arctic-alpine environment, vegetation, mosses, lichens, structural equation modelling			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Kumpula science library, Helsinki University			
Muita tietoja) Övriga uppgifter) Additional information			

Sisällysluettelo

Sisällysluettelo	1
1. Johdanto	3
1.1 Tutkimuskysymykset	4
2. Teoreettinen viitekehys	5
2.1 Subarktinen kasvillisuus ja ympäristötekijät	5
2.1.1 Lämpötila	6
2.1.2 Topografia.....	8
2.1.3 Lumi	9
2.1.4 Kilpailu	10
2.1.5 Säteily	12
2.1.6 Maaperän ravinteisuus.....	13
2.2 Tietolaatikko	13
3. Menetelmällinen viitekehys	14
3.1 Rakenneyhtälömalli	14
3.2 Yleistetty lineaarinen malli, GLM.....	17
4. Tutkimusalue	18
5. Aineisto	20
5.1 Kasvillisuus.....	20
5.2 Ilmasto	21
5.3 Maaperä	22
6. Menetelmät	22
6.1 Rakenneyhtälömalli	22
6.2 Yleistetty lineaarinen malli	24
6.3. Spatiaalinen autokorrelaatio	24
7. Tulokset	24
7.1 Aineiston vaihtelu	24
7.2 Rakenneyhtälömallit.....	25
7.2.1 Ympäristömuuttujat	26
7.2.2 Putkilokasvit.....	26
7.2.3 Sammalet	28
7.2.4 Jäkälät	29
7.3 Yleistetyt lineaariset mallit	31
8. Tulosten tarkastelu	31
8.1 Merkittävimmät ympäristömuuttujat	31

8.2 Lumi	33
8.3. Topografia.....	35
8.4. Maaperä	35
8.5. Säteily	35
8.6. Vertailu GLM:n ja SEM:n tulosten välillä	36
8.7 Spatiaalinen autokorrelaatio	36
9. Johtopäätökset	36
9.1 Tutkimuskysymykset	36
9.2 Rakenneyhtälömalli	38
9.3 Tundran lajirunsauteen vaikuttavat tekijät	39
9.4 Tulosten luotettavuus.....	40
10. Yhteenveto	41
11. Kiitokset	43
12. Lähteet.....	43
Liitteet.....	56

1. Johdanto

Arktis-alpiinisen ympäristön kasvi-, sammal-, ja jäkäläyhteisöjen lajirunsautta säätelevät monet tekijät. Ilmaston, maaperän, ja bioottisten tekijöiden alueelliset muutokset luovat monimuotoisen elinympäristön, jossa ympäristömuuttujat vaihtelevat paljon lyhyellä matkalla (Aalto ym. 2013, le Roux ym. 2013, Barrett ym. 2015). Hienopiirteinen vaihtelu tarjoaa erinomaiset olosuhteet näiden tekijöiden ja niiden vaikutusten tarkasteluun (Körner 2003, Hjort & Luoto 2009). Eri muuttujat vaikuttavat paitsi kasviyhteisöön, myös toisiinsa, joten kunkin tekijän lopullista vaikutusta kasvilajiyhteisölle on vaikeaa arvioida luotettavasti (Grace ym. 2016). Koska jotkin ympäristötekijät joko vahvistavat tai kumoavat toistensa vaikutusta, näiden tekijöiden yhteisvaikutus on ehkä puutteellisesti ymmärretty. Ekosysteemin tarkastelua vaikeuttaa se, että monien muuttujien suhde on unimodaali, eli monet eliöt tulevat parhaiten toimeen jonkin ympäristögradientin keskivaiheilla (esim. Walker ym. 1999, lumi, Bertness & Callaway 1994, tuottavuus). Näistä syistä tundraympäristöstä on vaikeaa tehdä kattavia yleistyksiä (Maestre 2009).

Monet tunturikasveihin vaikuttavat tekijät saattavat muuttua ilmastomuutoksen seurauksena. Tundran lämmetessä kilpailutilanne muuttuu ja arktiset lajit altistuvat kilpailulle (Vuorinen ym. 2017). Ympäristötekijät muuttuvat samanaikaisesti, mikä vaikeuttaa ennusteiden tekemistä ja varmojen johtopäätösten tekoa. Kansainvälinen ilmastopaneeli IPCC (2018) on ennustanut ilmastomuutoksen vaikuttavan erityisen voimakkaasti arktisiin alueisiin. Tundraympäristö on myös erityisen herkkä ilmastomuutoksen vaikutuksille (Seddon ym. 2016) ja vaikutukset ovat jo nähtävissä esimerkiksi pensaiden runsastumisena (Pearson ym. 2013). Ympärivuotisen lumitilanteen on todettu muuttuvan, mikä vaikuttaa merkittävästi äärimmäisiin olosuhteisiin erikoistuneiden lajien menestymiseen (Niittynen ym. 2018). Monien tunturikasvien elinympäristöt muuttuvat ja niiden levinneisyysalueet siirtyvät tai ne saattavat hävitä (Niskanen ym. 2016). Näistä syistä arktis-alpiininen ympäristö on jatkuvan ekologisen tutkimuksen kohteena.

Kasvimaantiede ja -ekologia tarkastelevat muun muassa eri ympäristötekijöiden vaikutusta jonkin lajin tai lajiryhmän levinneisyyteen tai runsauteen. Ympäristötekijöiden ja eliöiden suhdetta on viime aikoihin asti tarkasteltu usein yhden selittävän muuttujan regressiomallin avulla (Pärtel ym. 2010). Perinteinen tilastoanalyysi ei kuitenkaan usein tarkastele monimutkaisia hypoteeseja, vaan pyrkii yksinkertaistettuihin, kapea-alaisiin huomioihin (Grace 2006, Grace ym. 2014). Ymmärryksen lisäämiseksi tarvitaan kattavia, monipuolisia malleja. Rakenneyhtälömalli (structural equation model, SEM) on joukko tilastollisia menetelmiä, joiden avulla on mahdollista analysoida aineiston

piileviä muuttujia ja niiden roolia ekosysteemissä (Johnson ym. 1991, Grace & Pugsek 1997, Grace 2006). SEM myös mahdollistaa järjestelmän tarkastelun kokonaisuutena, jolloin aineiston eri vaikutussuhteiden merkitys voidaan yhdistää järjestelmässä vallitseviin toisiin vaikutuksiin. SEM-mallinnuksessa on keskeistä mallintaa tarkasteltava järjestelmä muuttujien ja niiden välisten vaikutussuhteiden muodostamana verkkona. SEM:in käyttökelpoisuus perustuu sen kykyyn tarkastella monimutkaistenkin järjestelmien rakenteita ja löytää sekä suoria että epäsuoria vaikutussuhteita sen jäsenten välillä (Grace ym. 2007, 2012). Toisin kuin monissa muissa malleissa, SEM:ssa säätelevään muuttujaan voi itseensä kohdistua muiden tekijöiden vaikutuksia.

SEM-mallinnuksessa testataan muuttujista ja niiden välisistä suhteista koostuvaa mallia. Analyysillä voidaan testata useita eri malleja ja valita niistä parhaiten todellisuutta kuvaava. SEM:in vahvuudet ovat erityisesti laajojen systeemien mallintamisessa. Tämän lisäksi SEM on osoittautunut esimerkiksi Adlerin ym. (2011) ja Gracen ym. (2014) tutkimuksissa luotettavammaksi tavaksi havaita kahden muuttujan välinen kausaalisuus kuin ”perinteiset” kahden muuttujan väliset analyysit. Adler ja Grace suosittelivatkin SEM-analyysin käyttöä tarkasteltaessa luonnollisia järjestelmiä. Vaikka ekologinen tutkimus osaa nykyisillään keinoilla vastata moniin sille asetettuihin kysymyksiin, rakenneyhtälömallin käytön mahdollisuuksia eliömaantieteen kysymyksissä kannattaa selvittää.

1.1 Tutkimuskysymykset

Mitkä ovat arktis-alpiinisen ympäristön merkittävimmät kasvillisuutta säätelevät ympäristötekijät ja miten ne vaikuttavat toisiinsa?

Hypoteesi: Tärkeimmät lajirunsauteen vaikuttavat tekijät ovat kasvillisuuden runsaus, lumisuus, lämpötila ja topografia. Nämä tekijät vaikuttavat sekä suoraan lajirunsauteen, että toisiinsa. Eksogeenisten ympäristömuuttujien (muuttujat, joihin ei kohdistu vaikutuksia mallissa), kuten topografian ja lämpötilan, vaikutus eri taksoniryhmille suotautuu endogeenisten muuttujien (joihin kohdistuu mallin sisäisiä vaikutuksia) kautta.

Miten ympäristötekijöiden vaikutus eri lajiryhmien runsauteen vaihtelee?

Hypoteesi: Mallien merkittävimmät tekijät pysyvät samoina, mutta eri tekijöiden vaikutuksen voimakkuus ja vaikutuksen suunta vaihtelevat eri taksonien välillä. Joidenkin tekijöiden osalta vaikutukset saattavat olla jopa päinvastaisia.

Soveltuuko rakenneyhtälömallinnus tundraympäristön lajirunsauteen vaikuttavien tekijöiden selvittämisessä?

Hypoteesi: SEM-mallinnus pystyy luomaan luotettavia malleja ja sopii yhdeksi lisätyökaluksi arktis-alpiinisen ympäristön mallinnuksessa. Mallinnuksen vahvuudet ovat kyky ymmärtää laajoja järjestelmiä, kuten tunturiekosysteemiä.

2. Teoreettinen viitekehys

2.1 Subarkkinen kasvillisuus ja ympäristötekijät

Tundra on puuton biomi, jota hallitsevat maisematasolla varvut ja heinät. Kasvukausi on lyhyt ja vuotuinen keskilämpötila alhainen. Toisaalta kasvukaudella on saatavilla paljon valoa ja maaperän kosteus on vähäisen haihdunnan takia korkea. Arktis-alpiinisella tundralla eliöiden esiintymistä rajoittaa sekä pohjoinen sijainti, että korkeus merenpinnasta (Walker 2005, Nagy & Grabherr 2009). Monet arktis-alpiinisen ympäristön kasvit ovat sopeutuneet näihin globaalissa mittakaavassa ääreviin olosuhteisiin (Billings & Mooney 1968). Tundra on myös hyvin laaja biomi, 9,8 miljoonaa neliökilometriä (Virtanen ym. 2016), jonka sisällä on paljon ympäristöolosuhteiden vaihtelua.

Arktis-alpiininen ympäristö on kasveille haastava, sillä maanpinta saattaa olla lumen peitossa yli puolet vuodesta, vuoden keskilämpötilojen ollessa ylipäättään alhaisia. Arktinen ympäristö on globaalissa mittakaavassa verrattain yksinkertainen mallinnettava, sillä kylmissä ympäristöissä tavataan vähemmän makroeliölajeja (esim. Hanski ym. 1998). Tästä syystä arktisten ekosysteemien sisällä on suhteellisen vähän lajienvälisiä interaktioita. Toisaalta arktis-alpiinisessa ympäristössä on monia sille ainutlaatuisia piirteitä. Tällaiset piirteet liittyvät usein alhaiseen vuotuisen keskilämpötilaan. Matalat lämpötilat tekevät tundrasta monin tavoin erityisen ympäristön. Kylmyyden takia lumi on hallitsevassa asemassa. Se myös synnyttää geomorfologista disturbanssia mm. routakuohunnan ja monien muiden ilmiöiden muodossa (French ym. 2007). Maanpinnan häiriöt taas mm. vaikuttavat maaperän ravinnetasapainoon (Freppaz ym. 2008). Kylmyys myös vaikuttaa monilla tavoilla kasvien aineenvaihduntaan. Lumipeite suojaa kasveja alhaisilta lämpötiloilta (mm. Walker 1999, Pickering ym. 2014) sekä tarjoaa pienikokoisille kasvinsyöjille suojaa ja estää yhteyttämisen alkamisen keväällä (Stanton ym. 1994). Matalien lämpötilojen vaikutukset kasveihin ovat usein välillisiä (Inouye, 2000). Samaa voidaan sanoa muistakin edellä mainituista vaikutuksista. Kaksisuuntaiset vaikutukset ja vaikutusten välillisyys vaikeuttavat

vaikutusten huomaamista. Tutkimuksen haasteellisuutta lisää myös ympäristön ainutlaatuinen luonne.

Arktis-alpiininen ympäristö on monien eri ympäristömuuttujien vaihtelusta syntynyt mosaiikki (Ahti ym. 1968). Olosuhteet saattavat muuttua nopeasti noustessa korkeammalle merenpinnan tasosta. Keskilämpötila laskee noin 0,6 astetta jokaista sadan metrin nousua kohti. Monet ympäristötekijät, kuten maaperän lämpötila ja kosteus, saattavat vaihdella paljon jopa metrin matkalla (Aalto ym. 2013, le Roux ym. 2013, Graham ym. 2012). Pienipiirteinen vaihtelu luo mikroympäristöjä, joissa voi säilyä vetäytyville lajeille suotuisia olosuhteita, mikä saattaa parantaa niiden mahdollisuuksia selviytyä ilmastonmuutoksen etenemisen aiheuttamasta ympäristön muutoksesta. Mikroympäristöjen seurauksena pienellä alueella saattaa olla ympäristötekijöiltään toisistaan merkittävästi poikkeavia elinympäristöjä ja siten monipuolista lajistoa. Ilmaston lämmitessä kasvuolosuhteet saattavat suhteellisen lyhyessä ajassa nousta merkittävästi ylöspäin vuoren rinnettä. Kasvien on levittäydyttävä uudelle kasvualueelle, tai ne häviävät kilpailussa tulokaslajeille.

2.1.1 Lämpötila

Lämpötila vaikuttaa kaikkien eliöiden aineenvaihduntaan. Kemialliset reaktiot ovat nopeampia korkeammissa lämpötiloissa, joten eliöiden aineenvaihdunta on yleisesti ottaen tuolloin tehokkaampaa (Taiz & Zeiger 2002). Korkeammat lämpötilat vaikuttavat yleensä positiivisesti kasvien kasvuun sekä globaalilla tasolla (Moles ym. 2017) että arktisilla alueilla (Weijers ym. 2017). Kohonneiden lämpötilojen vaikutusta arktisille ja subarktisille kasvi- ja sammallajeille on tutkittu laajasti (mm. Wookey ym. 1994, Cooper 2014, Blok ym. 2011). Maisematasolla kohoavat lämpötilat johtavat tundran pensastumiseen (Sturm ym. 2001, Hallinger ym. 2010, toisaalta Vuorinen ym. 2017), kun monet pensasmaisesti kasvavat lajit saavat kilpailuedun. Tämä vaikuttaa kilpailutilanteeseen, maaperän ravinteisuuteen ja lämpötilaan (Fraser ym. 2014, Blok ym. 2011).

Monilla kasvilajeilla on niille ominainen optimilämpötila. Arktisilla kasveilla optimilämpötilat ovat alhaisimpia, eivätkä ne välttämättä hyödy kohoavista lämpötiloista (Billings 1973, -74). Lämpötilan noustessa kasvit eivät arktisilla alueilla kuitenkaan välttämättä kärsi liiasta kuumuudesta, vaan muutokset lajiyhteisöissä saattavat tällöin johtua muuttuneiden lämpötilaolojen aiheuttamasta kilpailutilanteen muutoksesta (Totland ym. 2002). Korkeammilla lämpötiloilla on kasvien kasvua hillitsevä vaikutus tundralla, kun sademäärät ja siten maaperän kosteus samalla vähenevät (Opała-

Owczarek ym. 2018). Myöskään pidempi kasvukausi ei kasvata tundran perustuotantoa (Parmentier ym. 2011).

Vuoden keskilämpötila vaikuttaa merkittävästi kasvien levinneisyyteen yhdessä äärimmäisten lämpötilaolojen kanssa (Körner 1998, Zimmermann ym. 2009). Äärimmäiset lämpötilat aiheuttavat kasvikuolemia ja lämpötilojen vaihtelun aiheuttama jäätyminen ja sulaminen kasvien solukoissa aiheuttaa soluvaurioita. Toistuva sulaminen ja jäätyminen ovat merkittävä maaperän disturbanssia luova tekijä. Disturbanssi muokkaa maaperää (Bockheim & Tarnocai, 1998), mutta toisaalta saattaa aiheuttaa vaurioita kasveille (Guisan & Zimmermann 2000). Tämä puolestaan altistaa ne taudinaiheuttajille, vaikka monilla kasvilajeilla on sopeumia veden jäätymisen estämiseksi (Inouye 2000).

Kasvien leviäminen kylmissä olosuhteissa on hidasta, koska kasvit ovat taimivaiheessa herkempiä ääriolosuhteiden vaikutuksille ja heikompia kilpailijoita. Myös lämpötilan jakautumisella vuodenaikojen välillä on merkitystä (Kreyling 2010). Kasvien valmistautuminen talveen on seurausta valon määrän ja laadun muutoksesta syksyllä, ei niinkään lämpötilan laskemisesta (Nilsen ym. 1985). Lämpötilojen pysyminen korkealla pitkälle syksyyn saa kasvien soluhengityksen jatkumaan, vaikka valo ei enää riittäisikään yhteyttämiseen.

Lämpötila ei ainoastaan vaikuta kasvillisuuden alueelliseen jakautumiseen, vaan kasvillisuus vaikuttaa myös vastavuoroisesti maaperän lämpötilaan (Ehrenfeld ym. 2005, Lenoir ym. 2013, Aalto ym. 2013). Jäkelillä on todettu olevan kesäisiä lämpötilanvaihteluja tasaava vaikutus niiden alhaisen lämmönjohtavuuden ansiosta (Stoy ym. 2012). Eri sammallajien pintalämpötiloilla saattaa samoissa kasvuolosuhteissa olla kymmenien celsiusasteiden eroja (Stoy ym. 2012). Mikrotopografian ja kasvillisuuden aiheuttamat lyhyellä matkalla tapahtuvat muutokset aiheuttavat suurta vaihtelua tundramaisemassa (Graham ym. 2012).

Lämpötila vaikuttaa myös maaperän typpi- ja vesitasapainoon (N: Aerts ym. 2006, Bilbrough ym. 2000, vesi: Dyer 2009). Korkeammissa lämpötiloissa ravinteiden mineralisaatio tehostuu (Fraser ym. 2014). Korkeammat maaperän typpipitoisuudet lisäävät kasvien kasvua ja tehostavat kukintaa (Shaver & Chapin 1995). Evapotranspiraatio on voimakkaampaa korkeammissa lämpötiloissa, mikä yhdessä alueen kasvillisuuden kanssa vaikuttaa maaperän vesitasapainoon (Dyer 2009). Korkeat lämpötilat aiheuttavat maaperän kuivumista, mikä vaikeuttaa monien kasvilajien menestymistä.

2.1.2 Topografia

Topografia vaikuttaa kasvillisuuden jakautumiseen arktis-alpiinisella tundralla säätelemällä monia ympäristötekijöitä (Riihimäki 2017). Topografian ja siitä johtuvien ympäristötekijöiden muutosten vaikutus tunturikasvillisuudelle on monimutkainen. Vaikutukset ovat usein välillisiä: topografia säätelee maaperän kosteutta (le Roux ym. 2013), korkeuserot säätelevät maanpinnan häiriöitä ja lumen kasautumista (Billings 1973, Walker ym. 1999) ja vaikuttavat maanpinnalle saapuvan säteilyn määrään (Bennie ym. 2008). Topografia vaikuttaa myös paikallisiin lämpötiloihin ja ympäristön suojaisuuteen. Topografiasta johtuvat vaikutukset eri taksonien lajirunsauksiin ovat ristiriitaisia (Moeslund ym. 2013), mikä vaikeuttaa lopullisten vaikutusten tulkintaa.

Maanpinnan korkeuden vaihtelun merkitys riippuu tarkasteltavasta mittakaavasta. Topografia luo maisematasolla lämpötilaltaan vaihtelevia ympäristöjä (Scherrer & Körner, 2011). Ympäristöä korkeammat alueet ovat suojattomia ja keskilämpötilaltaan kylmempiä. Lämpötila laskee n. 0,65 °C/100 m (Tømmervik ym. 2005). Korkeusvaihtelun luomat lämpötiloiltaan erilaiset alueet vaikuttavat arktis-alpiinisen kasvillisuuden levinneisyyteen ja vyöhykkeisyyteen. Topografia vaikuttaa myös maaperän lämpötilaan yhdessä maaperän ominaisuuksien kanssa (Aalto ym. 2013). Alueellisesti tarkasteltuna kasvillisuus on usein runsainta alavilla alueilla, joilla esimerkiksi lämpötilat ovat korkeampia ja vettä on saatavilla enemmän. Pienessä mittakaavassa tarkasteltuna topografia vaikuttaa lämpöolosuhteisiin kylmän ilman kerääntymisenä ympäristöä alemmille, rajatuille alueille (Lundquist ym. 2008). Kylmän ilman altaat ja toisaalta tunturien huiput luovat mikrorefugioita, joilla säilyy paikallisia, reliktisiä ilmasto-olosuhteita (Dobrowski 2011) ja näihin oloihin sopeutuneita kasviyhteisöjä. Toisaalta eräässä tutkimuksessa (Riihimäki ym. 2017) topografia vaikutti kasvillisuuden määrään ainoastaan puurajan alapuolella: paljakalla vaikutukset olivat hyvin vähäisiä sekä paikallisella (50 m) että alueellisella (300 m) mittakaavalla.

Topografia säätelee maaperän kosteutta suorasti ja epäsuorasti (Isard 1986, Lookingbill & Urban 2004, le Roux ym. 2013). Vesi kerääntyy painovoiman vaikutuksesta alemmille alueille. Myös talvinen lumen kasautuminen maaperän painanteisiin vaikuttaa kasvukauden aikaiseen maaperän kosteuteen. Topografia vaikuttaa myös maanpinnalle tulevan säteilyn määrään ja suojaisuuteen (Scherrer & Körner, 2011). Topografian lopullisten vaikutusten huomioon ottamiseksi täytyy ottaa huomioon maaperän ominaisuudet ja kasvillisuus (Aalto ym. 2013). Myös muut tekijät, kuten kasvillisuus, vaikuttavat maaperän kosteuteen. Kasvillisuus pääsääntöisesti nostaa maaperän kosteutta mm. vähentämällä haihduntaa (Asbjornsen ym. 2011). Eri kasviryhmillä on erilaisia

vaikutuksia maaperän kosteuteen, esimerkiksi isolehtiset kasvit haihduttavat maaperästä enemmän vettä. Eri lajiryhmät reagoivat eri tavalla maaperän kosteuden vaihteluihin ja ottavat vettä maaperän eri kerroksista (Iversen ym. 2015).

2.1.3 Lumi

Subarktisessa ympäristössä lumi vaikuttaa kasvien kasvuun läpi vuoden. Lumen määrän alueellinen vaihtelu säätelee maaperän kosteutta (Barnett ym. 2005). Lumen sulamispäivämäärä ja paksuus vaikuttavat talven lämpötilaoloihin (Sturm ym. 1997), maaperän kosteuteen ja maaperän typpitasapainoon keväällä (Freppaz ym. 2008). Kolmenkymmenen senttimetrin lumipeite tasaa merkittävästi maanpinnan lämpötilanvaihteluita. Lumi ei suojaa ainoastaan kasveja lämpötilanvaihteluilta. Paksu lumipeite tarjoaa suojaa myös taudinaiheuttajille (Stanton ym. 1994). Lumipeite tarjoaa suojaa kasveille porojen laidunnukselta (Helle & Kojola 2008), mutta toisaalta suojaa myös kasveja ravintonaan käyttäviä sopuleita (Duchesne ym. 2011). Soluhengitys jatkuu lumen alla, vaikka fotosynteesiä ei valon puutteen vuoksi voikaan tapahtua.

Topografian ja tuulen vaikutuksesta lunta kerääntyy tietyille alueille vuodesta toiseen lumenviipymäalueiksi (Walker ym. 1999). Näillä alueilla myös orgaanisen aineksen hajoaminen ravinteiksi on hitaampaa (Stanton ym. 1994, Pickering ym. 2014) ja kasvukauden alkaminen viivästyy (Seppälä 2005). Vaativien olosuhteiden vuoksi kaikki lajit eivät selviydy lumenviipymäalueilla, mikä vähentää kilpailua niille lajeille, jotka ovat sopeutuneet näihin olosuhteisiin. Lumenviipymäalueilla tavataan niille ominaisia kasvi-, sammal- ja jäkälälajeja (esimerkiksi kurjentatar *Koenigia islandica*, särmäsammal *Conostomum tetragonum* ja jäätörvijäkälä *Cladonia ecmocyna*).

Lumi kerääntyy maaperän painanteisiin ja vastaavasti ympäristöä korkeammilta alueilta tuuli puhalttaa lumen pois talvella. Näitä alueita kutsutaan tuulenpieksemiksi tai deflaatioiksi. Vähälumisilla alueilla lumipeite ei suojaa kasveja lämpötilan vaihteluilta. Tuulenpieksemillä myös haihdunta ja tuulen aiheuttama kulutus on suurempaa. Näille alueille tyypillisiä lajeja ovat esimerkiksi tunturivihvilä *Juncus trifidus* (Väre & Partanen 2009), ja monet jäkälälajit (Stenroos ym. 2011).

Lumipeitteen kokonaisvaikutuksia kasvillisuudelle voi olla vaikeaa tutkia perinteisillä menetelmillä. Monet lajit eivät hyödy erityisen paksusta tai ohuesta lumipeitteestä, vaan ihanteellinen lumipeitteen paksuus on jotain niiden väliltä (Walker ym. 1999). Eri lajien ihanteelliset olosuhteet lumisuuden suhteen ovat erilaisia (Soo Park ym. 2018). Suhteen monimutkaisuuden lisäksi

lumisuudella on ristiriitaisia vaikutuksia kasvillisuuden menestymiseen, minkä takia sen vaikutuksia on vaikea tutkia. Lumen ottaminen mukaan mallinnukseen parantaa kuitenkin mallien ennustekykyyä (Niittynen & Luoto, 2018). Tulevaisuudessa sateisten talvien määrä lisääntyy arktisilla alueilla, toisaalta pienempi osuus sadannasta on lunta (IPCC 2007). Lumipeitteen keskimääräisen paksuuden on havaittu kasvavan talvilämpötilojen kohotessa (Kohler ym. 2006), mutta tulevia muutoksia lumen määrässä ja sulamisajankohdassa on vaikea ennustaa. On selvää, että lämpötilojen kohotessa tarpeeksi lumisuus tulee vähenemään.

2.1.4 Kilpailu

Tundralla on jatkuvasti käynnissä kilpailu vähäisistä resursseista. Osa lajeista on sopeutunut välttämään kilpailua erikoistumalla kasvamaan tietynlaisissa, usein haastavissa ympäristöissä. Monet lajit kilpailevat kuitenkin suotuisissa kasvuympäristöissä. Osa lajeista voidaankin jaotella erikoistujiin ja kilpailijoihin (Grime 1974). Vahvat kilpailijat häiritsevät muiden lajien kasvua joko passiivisesti tai bioottisilla interaktioilla (Tybirk ym. 2000). Lämpimämmässä ilmastossa tundran kasvillisuus yksipuolistuu, kun vahvemmat kilpailijat nousevat hallitsevimmiksi. (Stewart ym. 2018) Ääriolosuhteisiin erikoistuneet lajit ovat suurimmassa vaarassa kärsiä kilpailussa hallitsevia lajeja vastaan, kun niiden omat elinympäristöt häviävät.

Dominoivien kasvien vaikutus arktis-alpiiniseen kasvillisuuteen ei ole pelkästään negatiivinen. Kilpailun lisäksi kasvien välillä on muita kasveja hyödyttäviä vaikutuksia, jotka korostuvat erityisesti äärimmäisissä olosuhteissa, kuten tundralla (Callaway ym. 2002). Stressigradienttihypoteesin (Stress-gradient hypothesis) mukaan tiheän kasvipeitteen positiiviset vaikutukset korostuvat ympäristötekijöiltään äärimmäisissä olosuhteissa (Bertness & Callaway 1994, Brooker ym. 2008). Tällaisia tekijöitä voivat olla esimerkiksi kylmyys, kosteus (Maestre & Cortina 2004) tai maaperän häiriöt (Hacker & Gaines 1997). Kasvit voivat tarjota toisilleen suojaa näiltä tekijöiltä mm. vaikuttamalla lumen kasautumiseen (Holtmeier & Broll, 1992), tasaamalla maaperän kosteusvaihteluita (Asbjornsen ym. 2011), tarjoamalla suojaa kasvinsyöjiä vastaan (Callaway ym. 2002) tai sitomalla maaperää (Hacker & Gaines 1997). Tundrallakin kasviyhteisön vaikutus jonkin lajin menestykseen riippuu lajin kilpailu- ja stressinsietokyvystä ja stressigradienttihypoteesia on myöhemmin tarkennettu (Maestre ym. 2009). Tundralla monet peittävät lajit (esimerkiksi pohjanvariksenmarja *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* tai vaivaiskoivu *Betula nana*) voivat tarjota suojaa muille lajeille (Mod ym. 2014). Kaikista karuimmissa ympäristöissä kilpailun merkitys korostuu kun resursseja riittää vain kilpailukykyisimmille lajeille (Maestre & Cortina 2004).

Kasvillisuuden määrän (biomassa, ekosysteemin tuottavuus) ja lajirunsauden välinen korrelaatio on eliömaantieteen tutkimuksessa paljon käsitelty aihe. Näiden kahden muuttuja välinen suhde on alan kiistellyimpiä kysymyksiä (Grace ym. 2016). Tuottavuuden vaikutuksen lajirunsauteen ajatellaan yleisesti olevan positiivinen (esim. le Roux 2012, Tybirk ym. 2000), toisaalta pelkän tuottavuuden vaikutuksen tarkastelu ei välttämättä ole mielekästä (Adler ym. 2011). Grimen (1973) mukaan kasvillisuuden määrä vaikuttaa positiivisesti vain tiettyyn pisteeseen asti, minkä jälkeen kilpailukykyiset lajit alkavat syrjäyttää muita lajeja. Tundran tuottavuuteen vaikuttavat monet ympäristötekijät, kuten tässä tutkimuksessa käytetyt muuttujat topografia, lämpötila ja lumisuus. Kasvillisuuden määrä saattaa voimistaa tai hillitä näiden muuttujien vaikutuksia.

Ekosysteemin tuottavuutta kuvaamaan on kehitetty erilaisia mittareita. Kasvillisuuden määrää voidaan mitata maanpinnan yläpuolisella biomassalla, lehden pinta-alaindeksillä tai normalisoidulla kasvillisuusindeksillä (NDVI). Tundran on todettu viimeisten vuosikymmenten aikana vihertyneen (Walker 2009, Fraser ym. 2014). Eri kasviryhmät antavat erilaisia NDVI-arvoja, esim. pajujen lisääntyminen näkyy NDVI-arvojen nousuna (Blok ym. 2011). Tutkimuksissa mitatut kohonneet NDVI-arvot johtuvat ainakin osittain korkeampien lämpötilojen aiheuttamasta pensasmaisesti kasvavien sukujen (mm. pajut *Salix* spp. ja koivut *Betula* spp. (Hallinger ym. 2010)) kasvun tehostumisesta, vaikka muitakin tekijöitä mainittiin. Pensasmaisesti kasvavat lajit varjostavat matalampia kasveja ja ovat tehokkaita kilpailijoita, joten niiden kasvun kiihtyminen saattaa vaikuttaa tundran kasviyhteisöihin (Pajunen ym. 2011).

Tuottavuuden on todettu olevan epäluotettava kasvilajirunsauden ennustaja, kun näiden kahden muuttujan suhdetta tarkastellaan irrallaan ekosysteemin muista tekijöistä (Adler ym. 2011). Vihreyden ja sammalten ja jäkälien lajirunsauden suhteen on sen sijaan todettu olevan negatiivinen (Walker ym. 2006, Fraser ym. 2014). Tämä johtuu putkilokasvien peittävydestä: kryptogrammit pääsääntöisesti häviävät kilpailussa putkilokasveille. Ympäristöolosuhteet vaikuttavat putkilokasviryhmien väliseen kilpailutilanteeseen (van der Kolk ym. 2016). Maaperän kosteuden kasvaessa pensaiden hallitsevuus vähenee ja heinien ja sammalten lajirunsaus kasvaa.

Tundran lämpeneminen johtaa kiihtyneeseen kilpailuun (Vuorinen ym. 2017), jossa tundralajisto on häviämässä (Pajunen ym. 2011). Toisaalta lumen sulamispäivämäärän aikaistumisen on todettu parantavan kasvillisuuden suojaavia interaktioita (Wipf ym. 2006). Parhaiten pensaiden varjostusta kestävät suurilehtiset kasvit, eniten kärsivät jäkälät ja sammalet. Tundran pensastumisen on

ennustettu voimistavan ilmastonmuutoksen vaikutuksia. Pensaat kasvattavat evapotranspiraatiota ja albedoa (Fraser ym. 2014). Pensaat myös kasaavat ympärilleen lunta, mikä vaikuttaa paikallisesti ympäristöoloihin (Sturm ym. 2005). Paksu kasvipeite toimii eristeenä ja tasaa maanpinnan lämpötilavaihteluita.

Pelkkä ekosysteemin perustuotanto on epäluotettava kasvilajirunsauden ennustaja, ja mallinnuksessa tulee ottaa huomioon muitakin lajirunsauteen vaikuttavia tekijöitä (Adler ym. 2011). Ympäristötekijät ja kilpailun merkitys on usein aseteltu vastakkain (esim. Gillman & Wright 2006), mutta ympäristötekijöiden ja kasvillisuuden vaikutusten ja analysointia yhdessä pidetään nykyään välttämättömänä (Adler ym. 2011, Grace ym. 2016). Lajirunsaus vaikuttaa ekosysteemin vakauteen ja kykyyn kestää ympäristön muutoksia (Hooper ym. 2005), mutta ei vaikuta voimakkaasti ekosysteemin tuottavuuteen (Grace ym. 2007). Korkean diversiteetin alueet olivat vähemmän herkkiä ilmastonmuutoksen aiheuttamille muutoksille (Hooper ym. 2005, Virtanen ym. 2010). Kasvillisuus vaikuttaa myös maanpinnalle tulevaan säteilyn määrään ja maaperän lämpötilaan (Körner 2003). Kasvillisuus tasaa maanpinnan lämpötilan vaihtelua ja vähentää haihduntaa (Asbjornsen ym. 2011). Takaisinkytkentä (Grace ym. 2016) Porojen laidunnus saattaa hidastaa tundran vihertymistä, sillä porot suosivat ravintokasveinaan korkeammassa lämpötiloissa menestyviä lajeja, kuten pajuja ja leveälehtisiä ruohoja (Oksanen 1990). Mikään lajiyhdistelmä ei myöskään ole tarkka kuvaus senhetkisistä elinympäristön olosuhteista, sillä osa yksilöistä saattaa selvitä alueella, jolla sen sukupuutto on lyhyellä aikavälillä väistämätön (*"sukupuuttovelka, extinction debt"*, Kuussaari ym. 2009). Jotkin tekijät voivat toisaalta hidastaa kasvien leviämistä, vaikka kasvuolosuhteet olisivat suotuisat (Baack ym. 2006).

2.1.5 Säteily

Auringosta saapuva säteily on putkilokasvien ja sammalten ensisijainen energianlähde. Jäkelät hyödyntävät auringon säteilyä levä- tai bakteeriosakkaan avulla (Stenroos ym. 2011). Alueelle saapuva säteily vaikuttaa sekä lämpötiloihin että yhteyttämiseen käytettävissä olevan energian määrään. Säteily vaikuttaa myös maaperän kosteuteen ja lämpötilaan (esim. Dyer 2009). Alueen vastaanottamaa säteilyä säätelee ensisijaisesti maantieteellinen sijainti ja alueen topografia (Bennie ym. 2008). Mitä lähemmäs napoja liikutaan, sitä matalammalta säteily saapuu maanpinnalle kesälläkin, mikä korostaa topografian merkitystä arktisilla alueilla. Eniten säteilyä pohjoisella pallonpuoliskolla saavat etelänpuoleiset rinteet. Enemmän säteilyä saavat rinteet ovat lämpimämpiä ja saavat enemmän yhteyttämiseen tarvittavaa valoa, mutta ovat myös alttiimpia

kuivumiselle voimakkaamman evapotranspiraation takia (Dyer 2009, Moeslund ym. 2013). Säteily vaikuttaa myös maanpinnan evapotranspiraatioon, vähentäen maaperän kosteutta (Zhang ym. 2018).

Arktisella tundralla säteily vaihtelee hyvin paljon vuodenajan mukaan. Kasvukaudella tundran kasvillisuus saa paljon säteilyä. Keskikesällä maanpinta saattaa saada enemmän säteilyä kuin vastaavan kokoinen alue päiväntasaajalla, toisaalta talvella aurinko ei nouse moneen kuukauteen. Säteilyn epätasainen jakautuminen sekä alueellisesti että ajallisesti luo subarktiseen ympäristöön selkeästi olosuhteiltaan eroavia alueita. Dyerin (2009) mukaan rinteen viettosuunnan aiheuttamat erot säteilyssä saattavat vaikuttaa maaperän vesitasapainoon jopa enemmän kuin kaltevuuden aiheuttama valunta. Etelärinteet ovat täten alttiimpia kuivumiselle.

2.1.6 Maaperän ravinteisuus

Maaperällä on monia ominaisuuksia, jotka vaikuttavat kasvien kasvuun (Arnesen ym. 2007). Maaperän kalkkisuus toimii maaperän happamuutta puskuroivana tekijänä ja kohottaa maaperän pH:ta. Biokemialliset ja fysikaaliset prosessit vaikuttavat myös maaperän happamuuteen. Arnesenin ym. (2007) mukaan maaperän pH on riippuvainen maaperän kalsiumyhdisteiden esiintymisestä. Kylmissä ilmastoissa kalkkiyhdisteiden liukeneminen kallioperästä on suhteellisen vähäistä (French 2013). Tundralla maaperän ravinnepitoisuuksiin vaikuttaa hyvin voimakkaasti lumipeite (Walker 1999). Toisaalta samassa tutkimuksessa selvisi, että maaperän pH ei säätele voimakkaasti tundrakasvillisuuden esiintymistä, vaan kasvualustan koostumus on merkittävämpi.

Korkeampi maaperän pH parantaa kasvien ravinteidenottoa ja mahdollistaa kalkkia tarvitsevien lajien kasvun (Epstein & Bloom 2005). Hyvin monissa ympäristöissä, myös tundralla, maaperän kalkkisuutta käytetään kasvilajien elinympäristöä määrittelevänä tekijänä (Virtanen & Eurola 1997). Kasveja jaotellaan tyypillisesti ”kalkinsuosijoihin” ja ”kalkinvaatijoihin” sen perusteella, kuinka paljon kalkki määrittelee niiden esiintymistä (Hämet-Ahti ym. 1998). Maaperän pH säätelee muiden tekijöiden kanssa kasvilajirunsautta (Zellweger ym. 2015).

2.2 Tietolaatikko

Laatikkoon on koottu tässä työssä käytettyjä termejä, joista osaa on käytetty vain vähän muualla kuin eliömaantieteellisessä tutkimuksessa tai rakenneyhtälömallinnuksessa.

Akaiken informaatiokriteeri Akaike's Information Criterion, AIC. Mallin suhteellisen luotettavuuden mittarina käytettävä luku. Pienempi AIC tarkoittaa luotettavampaa mallia (Akaike 1974, 1987).

Eksogeeninen muuttuja Rakenneyhtälömallin muuttuja, johon ei mallin perusteella kohdistu vaikutuksia.

Endogeeninen muuttuja Rakenneyhtälömallin muuttuja, johon kohdistuu mallin sisäisiä vaikutuksia.

Fisherin C Tunnusluku, jonka p-arvo kertoo mallin luotettavuuden. Raja-arvona käytetään usein $p=0,05$.

GDD, Growth Degree days Tutkimuksessa käytetty kasvukauden tehoisan lämpösumman tunnusluku. Saadaan laskemalla yhteen niiden päivien keskilämpötilat GDD, jotka ylittävät 5 °C.

Piecewise-SEM, paloittainen SEM. Rakenneyhtälömallinnuksen menetelmä, jossa kaikkien mallin yhtälöiden luotettavuus arvioidaan erikseen.

Rakenneyhtälömalli, SEM Structural equation model, SEM. Joukko tilastotieteen työkaluja, joita käytetään tutkittavassa järjestelmässä esiintyvien vaikutuskertoimien merkittävyyden tarkasteluun.

TPI, Topographical position index Indeksiluku, joka kertoo pisteen suhteellisen korkeuden tietyllä säteellä. Tutkimuksessa käytetään TPI100:a, jossa indeksi on laskettu sadan metrin säteellä.

3. Menetelmällinen viitekehys

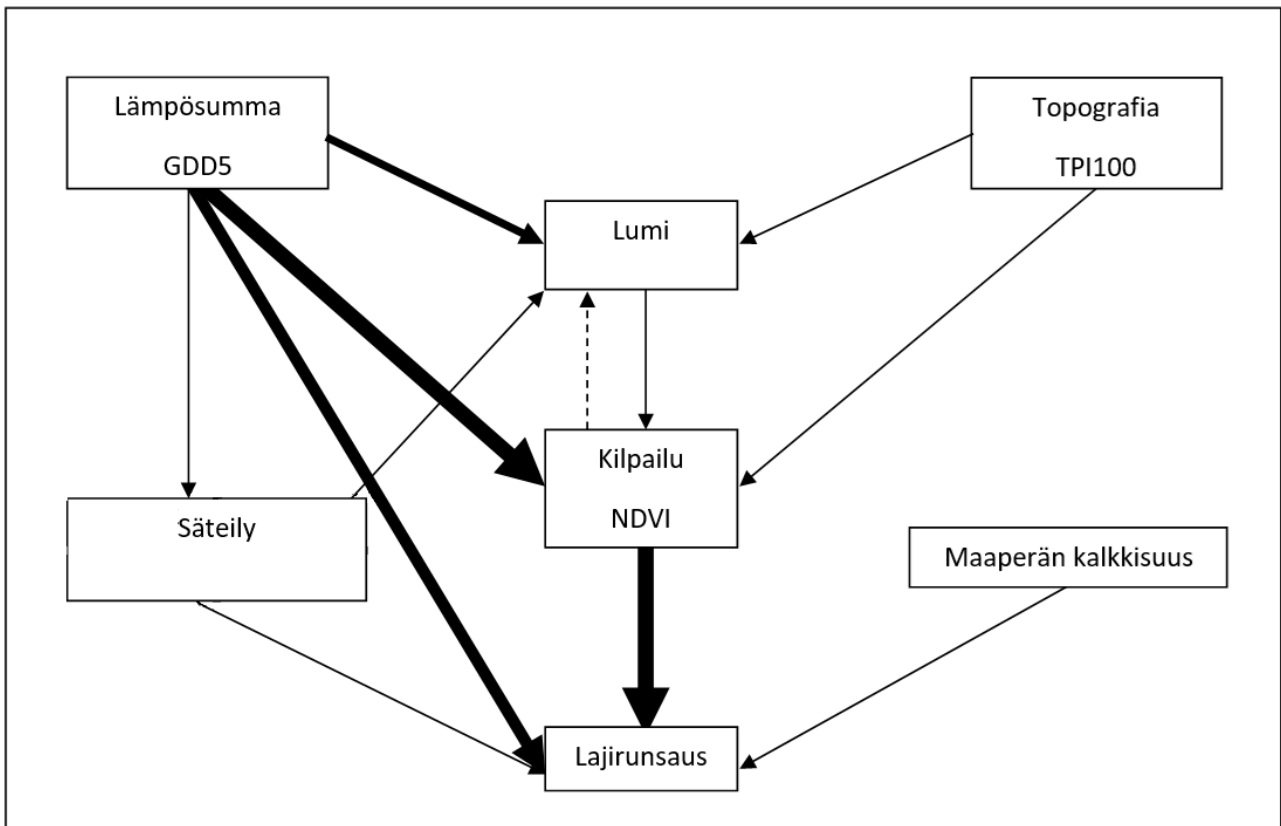
3.1 Rakenneyhtälömalli

Rakenneyhtälömallia on käytetty luonnontieteissä aktiivisesti vasta 1990-luvulta lähtien ja se on siis moniin perinteisen tilastoanalyysin menetelmiin verrattuna suhteellisen uusi menetelmä (esim. Bollen 1989 ja Grace & Pugsek 1997). Esimerkkejä onnistuneesta rakenneyhtälömallin sovellutuksesta eliömaantieteessä ovat mm. Byrnes ym. (2011), Grace ym. (2016) ja Pajunen ym. (2017), joissa tuloksia on vertailtu perinteisiin tilastollisiin menetelmiin. Rakenneyhtälömallit soveltuvat sekä hyvin yksinkertaisten, muutaman selittävän ja selitettävän tekijän yhtälöiden, tai monimutkaisten verkostojen tarkasteluun. Tutkimusongelmat ekologiassa syntyvät usein tutkimuskohteen monimutkaisuudesta. Luonnollisissa järjestelmissä, ekosysteemeissä, on käytännössä aina monta muuttujaa, takaisinkytkentöjä ja epäselviä suhteita, minkä takia luonnossa esiintyy vähän yleismaailmallisia säännönmukaisuuksia (Lawton 1999). Ekosysteemeissä esiintyy usein muuttujia, joiden välinen korrelaatio ei johdu suorasta muuttujien välisestä vaikutussuhteesta. Ekologisessa tutkimuksessa painotetaan usein, että korrelaatio ei tarkoita kausaalisuutta. Lefcheckin (2015) mukaan korrelaatio itse asiassa vihjaa muuttujien väliseen

kausaalisuuteen, mutta ei voida tietää, johtuuko korrelaatio suorasta linkistä, kumpi on vaikuttava ja kumpi vaikuttava tekijä, vai johtuuko korrelaatio jostain kahta muuttujaa yhteisesti säätelevästä tekijästä. Korrelaatiosta ei voida myöskään tulkita vaikutuksen suuntaa eli sitä, kumpi kahdesta tekijästä on vaikutuksen kohde ja kumpi vaikuttaja. Yhdistämällä havaittuja korrelaatioita aikaisempaan tutkimustietoon voidaan tehdä perusteltuja väittämiä korrelaation merkityksestä.

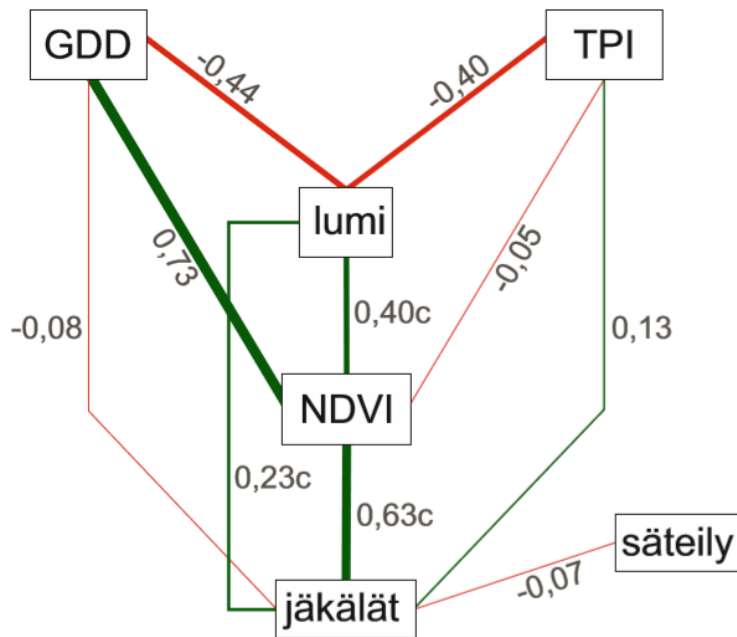
Luonnollisissa järjestelmissä on usein monia hierarkiatasoja (Grace ym. 2012). Eri hierarkiatasot ovat keskinäisessä vaikutuksessa toisiinsa ja muihin tasoihin. Luonnossa esiintyviä epäsuoria vaikuttimia ei voida mitata, sillä niiden vaikutukset näkyvät ainoastaan muiden vaikutusten kautta. Mallintaessa lajirunsauteen vaikuttavia tekijöitä joidenkin paljon käytettyjen mallien luotettavuus saattaa kärsiä, jos ne eivät pysty löytämään näitä epäsuoria vaikutuksia (Graham 2003, Grace ym. 2014). Grace ym. (2016) käyttivät SEM:iä jäsentämään laajoja järjestelmiä tutkimuksessaan, jossa he tarkastelivat sen avulla jo paljon tutkimuksen kohteena ollutta tuottavuuden ja lajirunsauden yhteyttä. SEM onnistui näissä tutkimuksissa mallintamaan tuottavuuden ja lajirunsauden suhdetta paremmin kuin lineaariset regressiomallit.

Rakenneyhtälömallissa muuttujien välille hypotetisoidaan vaikutussuhteita, polkuja, joiden merkittävyyttä testataan. Mallintaminen tehdään R-ohjelmalla (versio 3.3.3. R development core team, 2008). Mallinnus aloitetaan metamallin luomisella (kuva 1). Metamalliin kerätään mallinnettavat muuttujat ja niiden väliset suhteet. Sen lisäksi, että metamalli auttaa ymmärtämään laajojen järjestelmien kaikkia vaikutuksia, prosessin aikana tehdyt mallit auttavat jäsentämään systeemin rakenteita ja havainnollistavat kokonaisuutta. Metamallia voidaan käyttää myös ohjaamaan aineiston keruuta ja valittaessa käytettäviä muuttujia (Shipley, 2000).



Kuva 1. Metamallissa hahmotellaan muuttujien välisiä yhteyksiä. Metamalli auttaa ymmärtämään järjestelmää ja helpottaa lopullisen rakenneyhtälömallin tekoa. Malli pohjautuu aiempaan tutkimustietoon ja siinä tehdään oletuksia tutkimuskohteesta.

Metamallin pohjalta luodaan rakenneyhtälömalli (kuva 2). Rakenneyhtälömallinnuksessa testataan metamallissa oletettujen vaikutuspolkujen olemassaoloa ja merkittävyyttä. Malli on joukko muuttujien välisiä yhtälöitä, joiden merkittävyyttä testataan samanaikaisesti. Piecewise SEM eli paloittainen SEM, (Lefcheck 2015) on rakenneyhtälömallinnuksen sovellutus, jossa mallin yhtälöiden merkitsevyyttä testataan erikseen, tosin kuin globaaleissa malleissa. Piecewise SEM on R-ohjelmaan ladattavissa oleva paketti (Lefcheck 2015). PiecewiseSEM:issa jokaisen polun merkitsevyys ja merkittävyys arvioidaan erikseen, tosin kuin laajoissa, globaaleissa rakenneyhtälömalleissa. Yhtälöiden laskeminen erikseen paloittaisessa SEM:ssa mahdollistaa myös ottamaan huomioon suhteen huipukkuuden. Ensimmäisen ja toisen asteen vaikutusten vaikutuskertoimet kerrotaan keskenään ja muodostunutta komposiittimuuttujaa käytetään kuvaamaan suhdetta (Cardinale ym. 2009).



Kuva 2. Rakenneyhtälömallissa muuttujien väliset polut on valittu. Erilaisia SEM:ja testataan parhaimpien mallien löytämiseksi. Hyväksyttäviä malleja löytyy usein useita, ja lopullisten mallien valitseminen näiden välillä perustuu Akaiken informaatiokriteerin käyttöön ja tutkijan omaan harkintaan. Esimerkkikuvassa näkyy jäkälien lajirunsautteen vaikuttavien tekijöiden merkittävyys ja näiden tekijöiden vaikutus toisiinsa.

3.2 Yleistetty lineaarinen malli, GLM

Yleistetyt lineaariset mallit (Generalized linear model, GLM) ovat joukko lineaaristen mallien sovellutuksia, joita voidaan käyttää selvittämään kahden tai useamman muuttujan välistä yhteyttä. GLM-mallinnuksessa havainnoista luodaan regressiosuora, jonka jäännösvirhe on mahdollisimman pieni. Lasketut mallit antavat selitysasteen, joka kertoo, kuinka hyvin malli kuvaa aineiston vaihtelua (Nelder & Wedderburn 1972).

Monet vaikutukset luonnossa ovat ei-lineaarisia. Suhteen unimodaalisuutta voidaan mallintaa testaamalla ensimmäisen ja toisen asteen muuttujien merkityksiä. Mallinnuksessa on myös mahdollista käyttää erilaisia linkkifunktioita kuvaamaan vastemuuttujan jakaumaa (Guisan ym. 2002). Tulosten tulkinnassa käytetään mallin selitystetta D^2 , joka lasketaan kaavalla

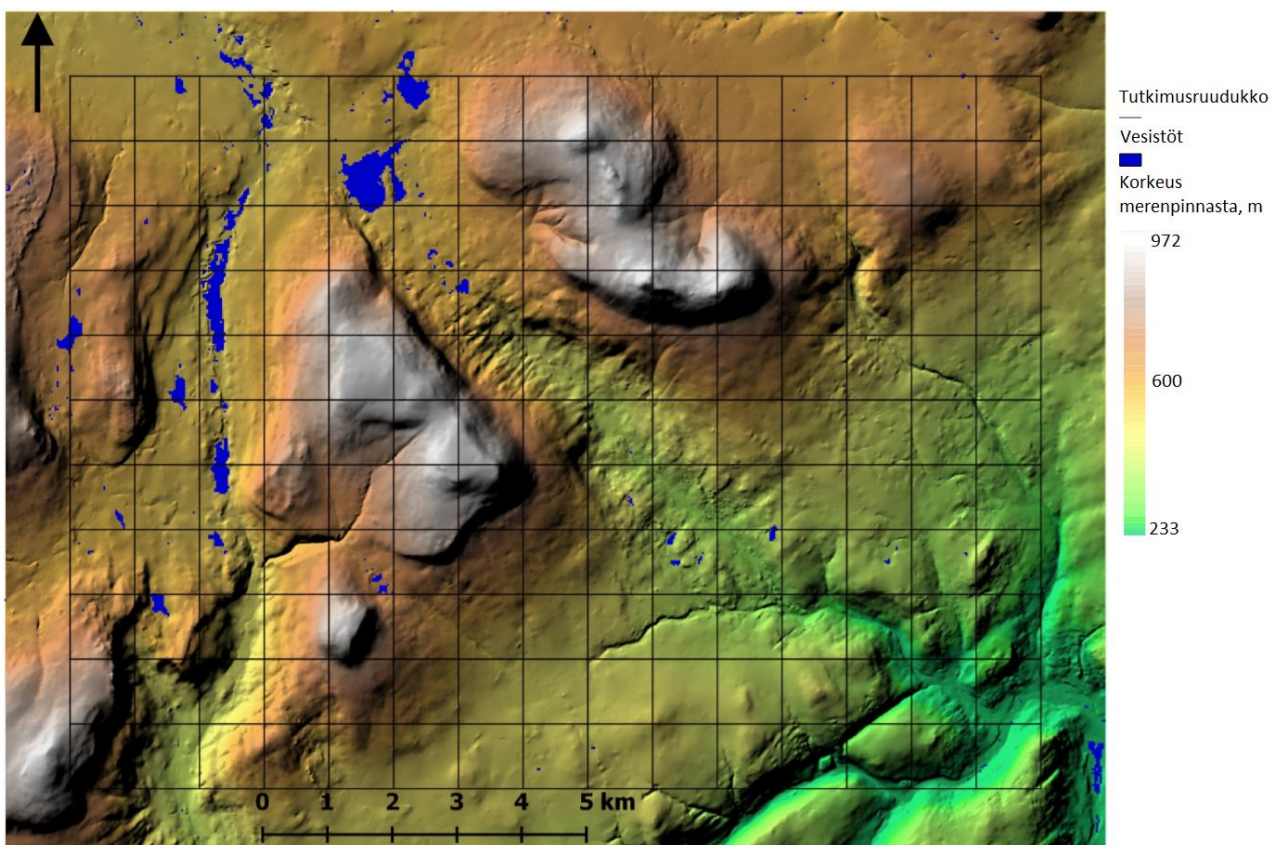
$$D^2 = \frac{\text{kokonaisvaihtelu-jäännösvaihtelu}}{\text{kokonaisvaihtelu}} \cdot 100\%$$

Tässä tutkimuksessa GLM:n tuloksia käytettiin apuna luotaessa rakenneyhtälömalleja ja GLM:n tuloksia vertailtiin SEM:ien antamiin tuloksiin. GLM:ssa testattiin selittävien tekijöiden vaikutusta vastemuuttujiin. Koska yleistetyt lineaariset mallit ovat paljon käytetty menetelmä, tuloksia käytettiin tässä tutkimuksessa vertailukohtana rakenneyhtälömallien tuloksille. Samankaltaiset tulokset antavat tukea menetelmän toimivuudelle, mutta myös mallien välisten eroavaisuuksien vertailu on kiinnostavaa.

4. Tutkimusalue

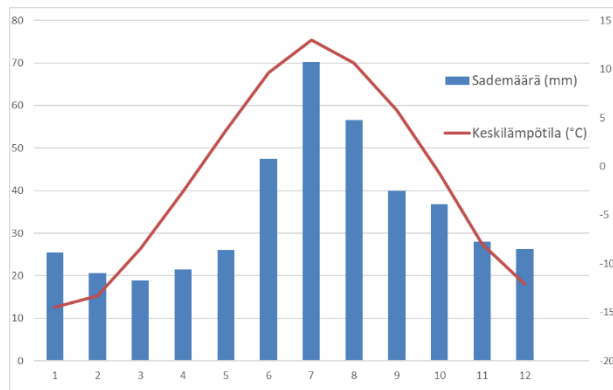
Tutkimusalue sijaitsee Tenon ja Lebesbyn kunnissa, Finnmarkin läänissä Pohjois-Norjassa piirien 69°50'–70°10'N ja 26°10'–26°25'E välissä. Tutkimusalueen pinta ala on 165 km² (kuva 3). Korkeimmat huiput ovat Rastigaisa (1064 m mpy), Geaidnogaisa (1032 m mpy) ja Jorbbot (946 m mpy). Matalimmat alueet löytyvät Tenojoen laaksosta 125 m mpy. Alueella harjoitetaan poronhoitoa ja siellä kulkee retkeilyreittejä mm. Rastigaisan huipulle.

Rastigaisan alueella sijaitsevat Skandien itäisimmät, yli tuhat metriä merenpinnan yläpuolelle kohoavat huiput. Huiput ovat muodostuneet kaledonisen poimutuksen seurauksena n. 400 miljoonaa vuotta sitten. Pohjois-Skandinavia oli jäätikön peitossa Veiksel-jääkauden aikana. Maaperä ja kasvillisuus alkoivat kehittyä vasta jääpeitteen hävitessä n. 10 000 vuotta sitten. Alueen kallioperä koostuu arkeisista metamorfisista kivilajeista, hiekkakivestä ja vyömäisinä alueina esiintyvistä hyolithus-vyöhykkeestä, joka on erinomainen kasvualusta ja mahdollistaa myös monien kalkinvaatijoiden (esim. rikot, *Saxifraga* spp.) kasvun (Ryvarden 1969).



Kuva 3. Tutkimusalueen kartta. Tutkimusalue sijoittuu Pohjois-Norjaan, Tenon ja Lebesbyn kuntien alueelle. Tutkimusalueen suuren koon ja korkeuden suuren vaihtelun takia monet ympäristötekijät, esim. lämpötila, NDVI ja lumisuus, vaihtelevat paljon tutkimusalueella.

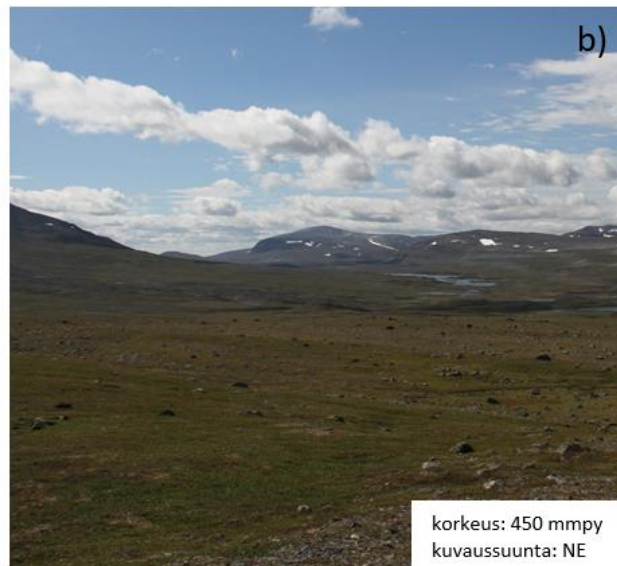
Turun yliopiston Kevon kenttäasema Kevolla sijaitsee 35 km kaakkoon tutkimusalueesta. Kuukausittaisia aseman ilmastotietoja on koottu kuvaan 4. Tutkimusalueelta on 35 kilometriä



Porsanginvuonon rantaan, joten alueen ilmastossa näkyy Jäämeren lämpötiloja tasoittava ja sateita lisäävä mereinen vaikutus.

Kuva 4. Kuukausittaisia säätiloja Kevon tutkimusasemalta (1962–2017). Heinäkuun keskilämpötila on 13 °C, vuotuinen sademäärä 451 mm.

Alueella on tehty suhteellisen kattava kasvillisuuskartoitus (Ryvarden 1969). Vähän tutkimusaluetta laajemalta alueelta löytyi 292 putkilokasvilajia, mukana myös jokivarren kulttuurilajistoa. Tutkimusalueesta suuri osa on puurajan yläpuolella pääasiassa varpujen (mm. variksenmarja *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum*) ja heinien (mm. nurmikat *Poa* spp. ja lauhat *Deschampsia* spp.) hallitsemaa paljakkaa (kuvat 5a-c). Metsänrajan muodostaa tunturikoivu (*Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*), jonka alapuolella on sekä tunturikoivumetsää (kuva 5d), että hyvin rehevää lehtomaista kasvillisuutta (mm. pajut *Salix* spp., saniaiset, *Pteridophytina*).



Kuva 5. Tutkimusalueen ympäristöolosuhteet vaihtelevat huomattavasti yläpaljakan lumenviipymistä (a) koivumetsävyöhykkeeseen (d). Suurin osa alueesta on kuitenkin paljakkaa, jossa valtalajeina ovat joko varvut (b) tai pensaat (c). Kuvat on otettu kenttätöiden yhteydessä Gaissane-tunturialueella 8.–9. heinäkuuta 2018.

Korkeimpien tuntureiden huipulla tavataan hyvin vähän kasvi- ja jäkälälajeja, sillä maaperäkerros on erittäin ohut tai puuttuu paikoitellen täysin. Suurien korkeusvaihteluiden takia alueella tavataan sekä boreaalisia että arktisia lajeja.

5. Aineisto

5.1 Kasvillisuus

Aineisto kerättiin kesien (kesäkuu-elokuu) 2014–2016 aikana. 165 km² kokoiselle alueelle perustettiin 1200 tutkimusala, joista jokaisella oli 4 kappaletta neliömetrin kokoisia

tutkimusruutuja. Jokaiselle neliökilometrin kokoiselle tutkimusalueelle perustettiin 4–12 tutkimusalaa siten, että ne sijaitsivat vähintään 50 metrin päässä toisistaan. Alat pyrittiin sijoittamaan olosuhteiltaan vaihteleviin ympäristöihin ja niillä pyrittiin kattamaan sekä tutkimusalue että sen ympäristögradientit mahdollisimman laajasti. Jokaisesta ruudusta määritettiin työpareittain putkilokasvi-, sammal- ja jäkälälajisto. Neljän ruudun eli yhden tutkimusalan lajisto laskettiin jokaisen lajin esiintyvyyden osalta yhteen, mistä saatiin selville kunkin lajin runsaus tutkimusosalalla.

Kaikkia sammalia ja jäkäliä ei otettu mukaan tutkimukseen. Sammalista määritettiin ainoastaan lehtisammalet. Sammal- ja jäkälälajeista ei määritetty suoraan kallio- tai kivipinnalla kasvavia yksilöitä, sillä näiden esiintyminen on riippuvainen kasvualustan soveltuvuudesta, eivätkä siten anna kuvaa alueen ympäristöolosuhteista. Monet kivipinnoilla kasvavat jäkälät ovat lisäksi haastavia määrittää maastossa ilman kemiallisia testejä (Stenroos ym. 2011). Putkilokasvit määritettiin käyttäen apuna Suomen tunturikasviota (Väre & Partanen 2012) ja Retkeilykasviota (Hämet-Ahti ym. 1998). Jäkälät määritettiin Suomen jäkäläoppaan (Stenroos ym. 2011) avulla. Sammalien määrittämisessä käytettiin Nationalnyckeln-sarjaa (Hallingbäck ym. 2006, Hallingbäck ym. 2008, Hedenäs ym. 2014) kerättyjen näytteiden osalta. Lajeja määritettiin yhteensä 463, joista putkilokasveja oli 196, sammalia 157 ja jäkäliä 110 lajia. Eri lajirunsaudet jaettiin kymmenellä ennen neliöjuurimuunnosta mallinnuksen luotettavuuden parantamiseksi.

Normalisoitu kasvillisuusindeksi (Normalized Difference Vegetation Index, NDVI) kertoo lehtivihreän eli vihreän kasvillisuuden määrän. Indeks, joka saa arvoja -1 ja 1 välillä, laskettiin elokuun 2015 LandSat-kuvasta jakamalla lähi-infrapunan ja punaisen aallonpituusalueen erotus näiden summalla:

$$NDVI = \frac{NIR - Red}{NIR + Red}.$$

5.2 Ilmasto

Ilmastodatan mallinsivat Juha Aalto ym. (2015). Tutkimuksessa lämpötilaa kuvaavana muuttujana käytettiin kasvukauden tehoisaa lämpösummaa. Kasvukauden määritelmänä käytetään tässä tutkimuksessa niitä vuorokausia, joiden keskilämpötila on vähintään 5 °C. Rajan ylittävien päivien keskilämpötilat laskettiin yhteen. GDD-muuttujalle tehtiin neliöjuurimuunnos.

Topografiamallista johdettiin McKunen säteilyindeksi (McKune & Keon 2002). Indeks on tunnusarvo suurimmalle mahdolliselle suoran vuotuisen säteilyn määrälle ja saa arvoja väliltä 0–1. Säteilyn

vaikutus eroaa tehoisan lämpösumman vaikutuksesta ja on ensisijaisesti topografiasta riippuvainen. Indeksille tehtiin neliöjuurimuunnos analyysia varten. Lumisuutta kuvaavana muuttujan käytettiin lumen sulamispäivämäärää. Päivämäärä laskettiin Landsat 5, 6 ja 8 kuvista vuodelta 2015. Päivämäärä muutettiin numeeriseksi arvoksi (day-of-year, arvoja välillä 1–365) mallinnusta varten. Arvoille tehtiin mallinnusta varten logaritmimuunnos.

5.3 Maaperä

Maaperän kalkkisuutta kuvaava indeksimuuttuja saatiin Norges Geologiske Undersøkelsen aineistosta (2015). Tutkimuksessa käytetty muuttuja on indeksi, joka on standardoitu arvojen 0–100 välille, ja joka kertoo etäisyyden tunturien rinteitä kiertävästä hiekkakivivyöstä. Indeksillä saa suurimpia arvoja kalkkisten alueiden tuntumasta. Kivivyöstä irronnut aines on muiltakin ominaisuuksiltaan hyvä kasvualusta kasveille (Ryvarden 1969), joten sen lajirunsautta lisäävä vaikutus ei johdu pelkästä kalkkiyhdisteiden aiheuttamasta korkeammasta maaperän pH:sta. Mesotopografiaa kuvaamaan laskettiin jokaiselle pisteelle Topographical position index (TPI) useilta eri etäisyyksiltä. Malleissa käytettiin 50, 100 ja 200 metrin säteellä laskettuja indeksejä. TPI kertoo pisteen suhteellisen korkeuden valitun säteen sisällä. Isompi TPI-arvo tarkoittaa muuta ympäristöä korkeammalla olevaa kohdetta.

6. Menetelmät

6.1 Rakenneyhtälömalli

Mallin vaikutuskertoimien suuruutta selvitettiin rakenneyhtälömallin avulla. Metamallin rakentamisesta on kerrottu kappaleessa 3.1. Metamallin pohjalta luodaan rakenneyhtälömalli, jonka vaikutuskertoimia testataan. Kaikki analyysit tehtiin R-ohjelman avulla (R Core Team 2013). SEM-analyysit tehtiin *Piecewise*-paketin avulla (Lefcheck 2015).

Lumensulamispäivän arvot logaritmimuunnettiin ja säteily, GDD ja lajirunsaudet muutettiin neliöjuureksi niiden normalisoimiseksi. Kaikki muuttujat standardoitiin -3 ja 3 välille. Lopullisiin malleihin valittiin pisteen suhteellista korkeutta sadan metrin säteellä kuvaava muuttuja TPI100.

Aineistosta valittiin kaikkien kolmen taksonin lajirunsautta joko suoraan tai epäsuorasti sääteleviksi tekijöiksi kuusi muuttujaa. Lämpötilamuuttujana käytettiin kasvukauden tehoisaa lämpösummaa (Growth Degree Days, GDD). Malleja testattiin lämpösummamuuttujilla GDD3 ja GDD5 (tehoisa lämpösumma niiden päivien osalta, joiden keskilämpötila on yli 3 tai 5 astetta). Lajirunsaudet asetettiin vastemuuttujiksi ja lumensulamispäivämäärä ja NDVI endogeenisiksi, välittäviksi tekijöiksi.

Metamallin pohjalta luotiin rakenneyhtälömalli, jonka pohjalta lopulliset mallit luotiin teorian, kokeilevan mallinnuksen ja yleistettyjen lineaaristen mallien perusteella. Mallien luotettavuutta testattiin piecewise SEM-paketilla (Lefcheck 2015). Muuttujien merkittävyys tarkastettiin ja merkitsemättömät muuttujat poistettiin yksitellen. Mallin luotettavuuden parantuessa muuttujia tuotiin takaisin uudistettuun malliin, kunnes saatiin mahdollisimman toimiva malli. Muuttujia valittaessa huomioitiin mallin mielekkyys ja merkitsemättömät yhteydet poistettiin määrittelemällä ne korrelaatiovirheiksi (correlated error). Korrelaatiovirheiksi määriteltiin mm. kaikki vaikuttavien muuttujien ja niiden komposiittien vaikutukset, ja kaikki ensimmäisen asteen vaikutukset, jos sen muuttujan komposiitti oli määritelty vaikuttavaksi muuttujaksi. Virheiksi määriteltiin myös kaikki tekijät, joiden voitiin hyvällä syyllä olettaa olevan toisiinsa liittymättömiä, esim. maaperän kalkkisuuden vaikutus lumen määrään. Mallin hyvyyden tunnuksena käytettiin Fisherin C-arvon luotettavuutta. Jos luotettavuus oli $p > 0,05$, malli voitiin hyväksyä. Jos C-arvon perusteella löytyi useita hyväksyttäviä malleja, niitä vertailtiin Akaiken informaatiokriteerin, AIC-arvon, perusteella (Shipley 2013). Alhaisimpien AIC-arvojen mallit valittiin kaikkien kolmen lajiryhmän malleista.

Analyysit toistettiin kaikille taksonille. Eri taksonien välisiä malleja vertailtiin keskenään ja niitä vertailtiin yleistettyihin lineaarisiin malleihin. Unimodaalit muuttujat huomioitiin muodostamalla ensimmäisen ja toisen asteen muuttujien kertoimista yksi komposiittimuuttuja, jota käytettiin malleissa näiden tilalla (Cardinale ym. 2009). Komposiitti luotiin kertomalla ensimmäisen ja toisen asteen muuttujien vaikutuskertoimet keskenään. Syntynyttä muuttujaa käytettiin kuvaamaan niitä muuttujia, joilla on unimodaali vaikutus endogeenisiin muuttujiin.

Lopullinen rakenneyhtälömalli esimerkiksi kasvilajirunsauden osalta on kirjoitettavissa R-ohjelmassa muotoon:

$\text{lumi} \sim \text{GDD} + \text{TPI}$

$\text{NDVI} \sim \text{GDD} + \text{TPI} + \text{lumi}$

$\text{kasvilajirunsaus} \sim \text{GDD} + \text{TPI} + \text{lumi} + \text{NDVI} + \text{säteily} + \text{kalkki}$

Mallissa endogeenisiin muuttujiin (lumi, NDVI ja kasvilajirunsaus) vaikuttavat tekijät ja niiden huipukkuus on määritelty. Kirjain c muuttujan perässä merkitsee muuttujan komposiittisuutta.

6.2 Yleistetty lineaarinen malli

Mallien teossa käytetty glm-komento kuuluu R-ohjelman mukana tulevaan peruspakettiin. Funktion oletettuna jakaumana käytettiin Poisson-jakaumaa. Ensin muodostettiin kaikkien muuttujien ja niiden neliöiden muodostama kokonainen malli, josta pudotettiin vähiten merkitseviä tekijöitä pois yksi kerrallaan. Ensimmäisen asteen muuttujat pidettiin mallissa, jos toisen asteen muuttuja oli merkitsevä. Muuttujien poistamista jatkettiin, kunnes kaikki tekijät olivat erittäin merkitseviä ($z < 0,001$). Kokonaisvaihtelun ja residuaalivaihtelun avulla (ks. kohta 3.2) saatiin eri vastemuuttujien selityssasteet. Valmiita yleistettyjä lineaarisia malleja vertailtiin rakenneyhtälömalleihin.

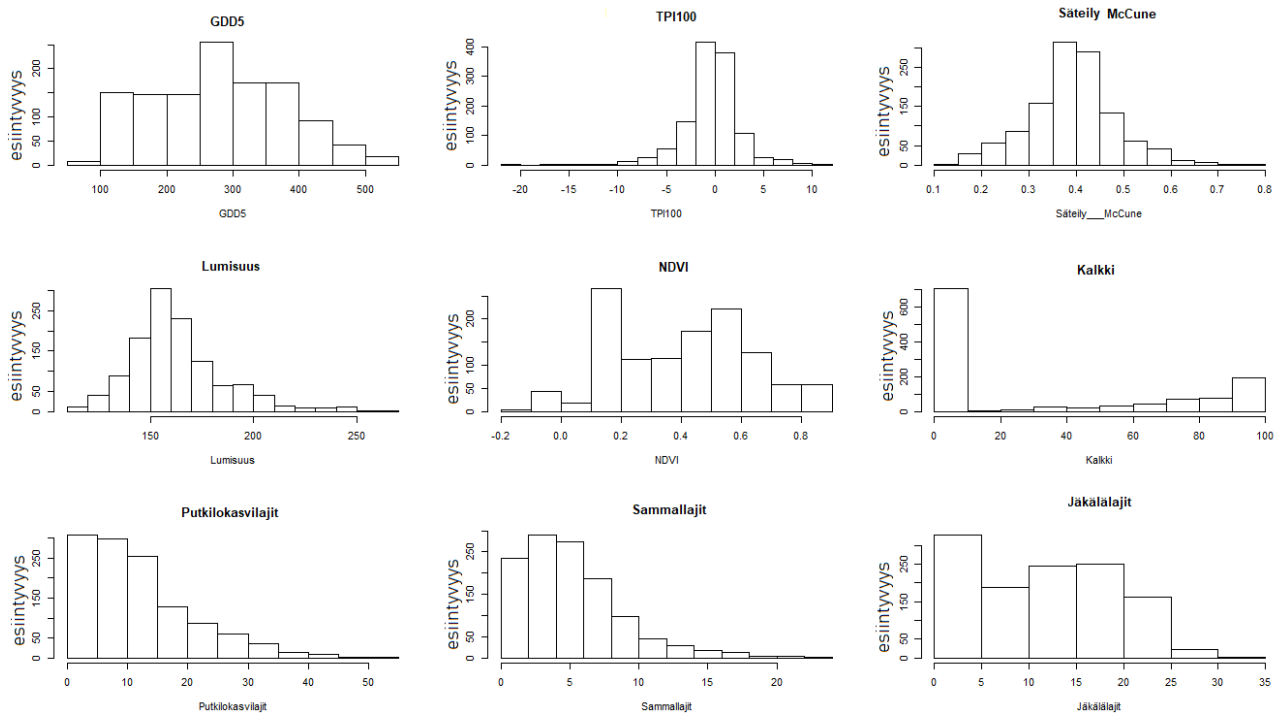
6.3. Spatiaalinen autokorrelaatio

Spatiaalinen autokorrelaatio testattiin Moranin I testillä. Moranin testi on R-ohjelmassa tehtävä globaali spatiaalisen autokorrelaation testi. Testi antaa yhden tunnusluvun koko aineistolle jokaisen muuttujan osalta. Lähellä nollaa oleva arvo tarkoittaa, että aineistossa ei ole spatiaalista autokorrelaatiota. Moranin testi tehtiin myös yleistettyjen lineaaristen mallien tuloksille.

7. Tulokset

7.1 Aineiston vaihtelu

Ympäristömuuttujien vaihtelu oli tutkimusalueella suurta (kuva 6). Lumensulamispäivämäärä vaihteli 116 ja 262 välillä (keskiarvo 163), TPI100 välillä -20,26 ja 11,10 (keskiarvo -0,38), GDD5 välillä 63,82 ja 532,09 (keskiarvo 281), McCunen säteilyindeksi välillä 0,13 ja 0,75 (keskiarvo 0,39). Maaperän kalkkisuusindeksi vaihteli välillä 0–100 (keskiarvo 32) ja NDVI välillä -0,12 ja 0,88 (keskiarvo 0,4). Putkilokasvien lajirunsaus tutkimusalasolla ($4 \times 1 \text{ m}^2$) vaihteli välillä 0–55, sammalten välillä 0–23 ja jäkälien välillä 0–34. Kaikki pisteet on kerätty korkeudelta 124–1056 m mpy.



Kuva 6. Aineiston muuttujien vaihtelu. Muuttujien välillä oli korrelaatioita, mutta rakenneyhtälömallien vahvuus on kyky ottaa merkittävätkin korrelaatiot huomioon. Lajirunsaudet ja kalkkisuusindeksi ovat vinoutuneet pienempiä arvoja kohti, muut muuttujat olivat jossain määrin normaalisti jakautuneita.

Osa muuttujista oli voimakkaasti korreloituneita. NDVI:llä oli voimakas korrelaatio sekä lumisuuden (Spearmanin korrelaatiokerroin 0,53) että GDD:n kanssa (0,81). Putkilokasvien lajirunsauden kanssa korreloi voimakkaasti NDVI (0,71) ja GDD (0,55). Sammalten lajirunsaus korreloi NDVI:n (0,53) kanssa ja jäkälien lajirunsaus lumisuuden (0,52) kanssa. Korreloituneet muuttujat ovat ymmärrettävissä tarkasteltaessa monitasoista järjestelmää, jossa välittävät muuttujat toimivat suotimina ylätasoin muuttujille. Rakenneyhtälömallinnuksen vahvuus piilee juuri näiden vaikutusten erottelussa, joten korkea korrelaatio muuttujien välillä ei tarkoita, että malli pitäisi hylätä.

7.2 Rakenneyhtälömallit

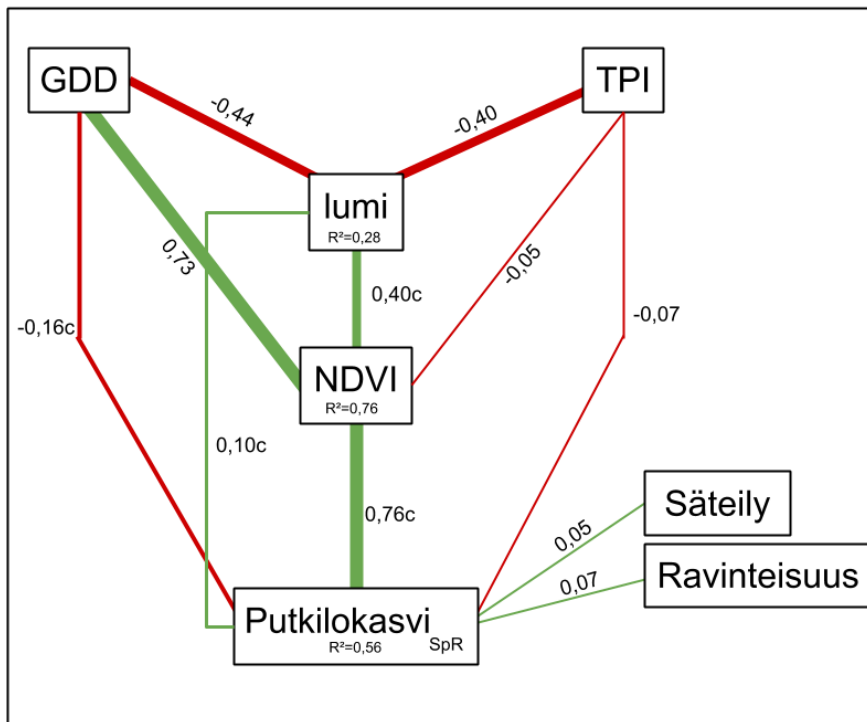
Kaikkien lajiryhmien rakenneyhtälömallit saivat hyväksyttäviä Fisherin C-arvoja väliltä 0,23 (jäkälät) ja 0,87 (putkilokasvit). Kaikkien yksittäisten vaikutuskertoimien p-arvo oli $< 0,05$, lähes kaikkien ollessa $p < 0,001$. Ympäristömuuttujien välisten polkujen merkittävyydet pysyivät lopullisissa malleissa samoina. Malleissa korostui voimakas ylemmän tason ympäristötekijöiden (GDD, TPI) vaikutus, joka suotautui endogeenisten muuttujien (lumen sulamispäivämäärä ja NDVI) kautta. Ympäristötekijöiden vaikutukset olivat eri lajiryhmien malleissa samankaltaisia, lukuunottamatta yksittäisten suhteiden huipukkuutta, positiivisuutta tai suhteen merkittävyyttä.

7.2.1 Ympäristömuuttujat

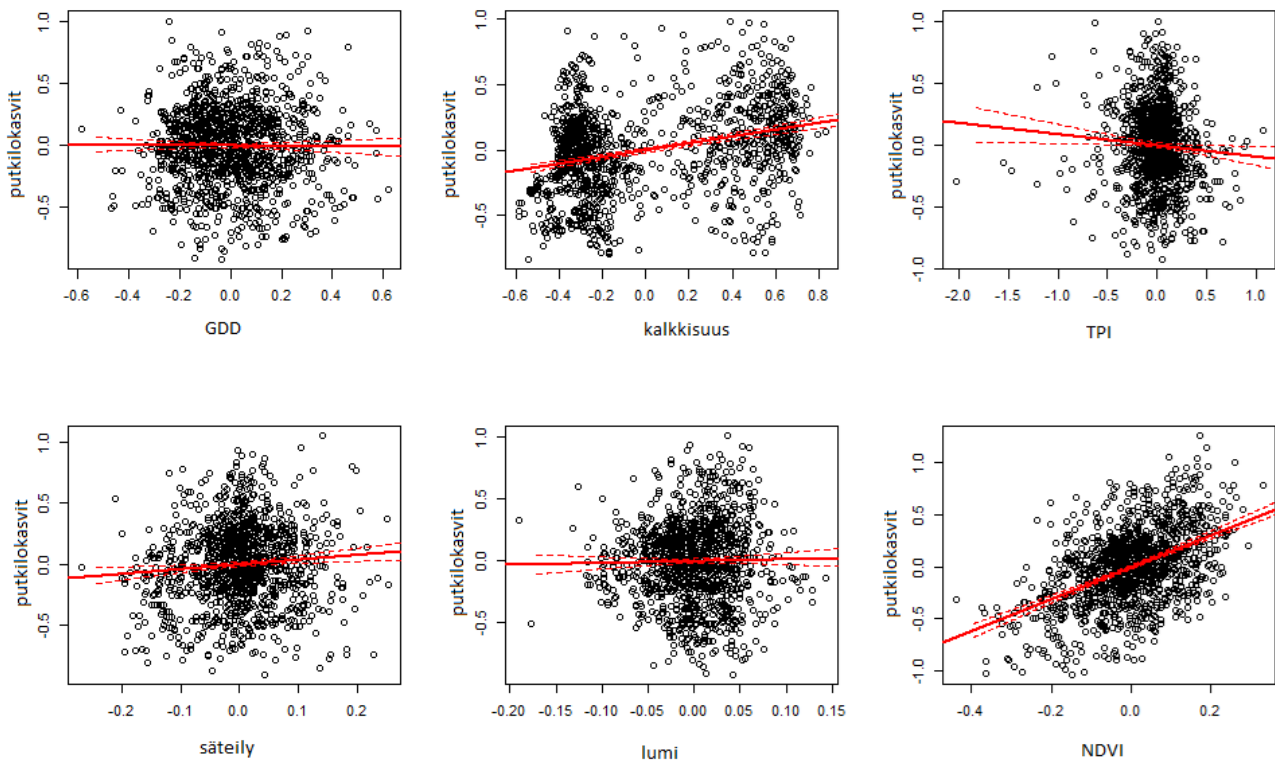
Kaikki polut ympäristömuuttujien välillä olivat erittäin merkitseviä ($p < 0,001$) kaikissa malleissa. Selvästi suurin ympäristömuuttujien välinen vaikutuskerroin oli suora, positiivinen vaikutus GDD:n ja NDVI:n välillä (0,73). Myös lumen sulamispäivämäärän ja NDVI:n suhde oli merkittävä, vaikutuskerroin oli 0,3958 ja suhde oli huipukas. Muita merkittäviä vaikutussuhteita olivat GDD:n (-0,44) ja TPI:n (-0,40) suora, negatiivinen vaikutus lumensulamispäivämäärään. TPI~NDVI-suhde oli vähemmän merkittävä, -0,0501. Mallien mukaan säteilyn määrä ei ollut merkitsevä lumen määrälle ($p = 0,47$) eikä NDVI:lle ($p = 0,17$). Myöskään maaperän kalkkisuudella ei ollut vaikutusta NDVI:in ($p = 0,88$). Ympäristötekijöiden vaikutukset eri taksoneihin vaihtelivat sekä merkittävien tekijöiden suhteen että vaikutussuhteiden voimakkuuden välillä. Ympäristötekijöiden vaikutukset on kuvattu kuvissa 7–12

7.2.2 Putkilokasvit

Malli selitti 56 % putkilokasvien lajirunsauden vaihtelusta. Malli sai Fisherin C-arvon 5,36 ($p = 0,866$). Mallin kaikki vaikutuskertoimet olivat erittäin merkitseviä ($p < 0,001$) lukuunottamatta säteily~putkilokasvi-suhdetta, joka sekin oli merkitsevä ($p = 0,0084$). Merkittävin putkilokasveihin vaikuttava muuttuja oli NDVI (vaikutuskerroin 0,76²), jonka vaikutus oli unimodaali (kuva 7). Myös lumen sulamispäivällä (0,10) ja tehoisalla lämpösummalla (0,16) oli positiivinen ja unimodaali vaikutus. Säteilyllä ja maaperän kalkilla oli lievä positiivinen ja suora vaikutus kasvien lajirunsauteen (säteily 0,05, kalsium 0,07). Ainoa lajirunsauteen negatiivisesti vaikuttava tekijä oli TPI (-7). Säteilyn vaikutus putkilokasvien lajirunsauteen oli positiivinen, toisin kuin sammal- ja jäkälämalleissa. Säteily selitti 5 % putkilokasvien lajirunsauden vaihtelusta.



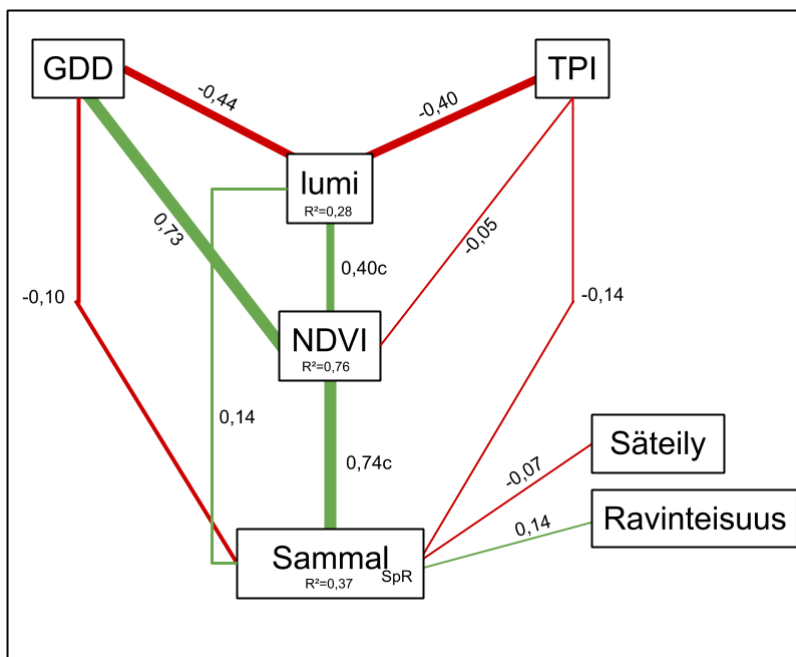
Kuva 7. Ympäristötekijöiden vaikutukset putkilokasvien lajirunsauteen. GDD:n vaikutus putkilokasvien lajirunsauteen on unimodaali eikä lineaarinen, kuten muilla taksonneilla. Kaikki suhteet ovat tilastollisesti merkitseviä ($p < 0,01$) tai erittäin merkitseviä ($p < 0,001$). Kaikissa malleissa korostuu selvästi $GDD \sim NDVI \sim$ lajirunsaus-vaikutussuhde. Viivan paksuus kasvaa vaikutussuhteen itseisarvon kasvaessa. Nuoli kuvaa kahden tekijän välistä vaikutussuuntaa, viivan paksuus vaikutuksen merkittävyyttä.



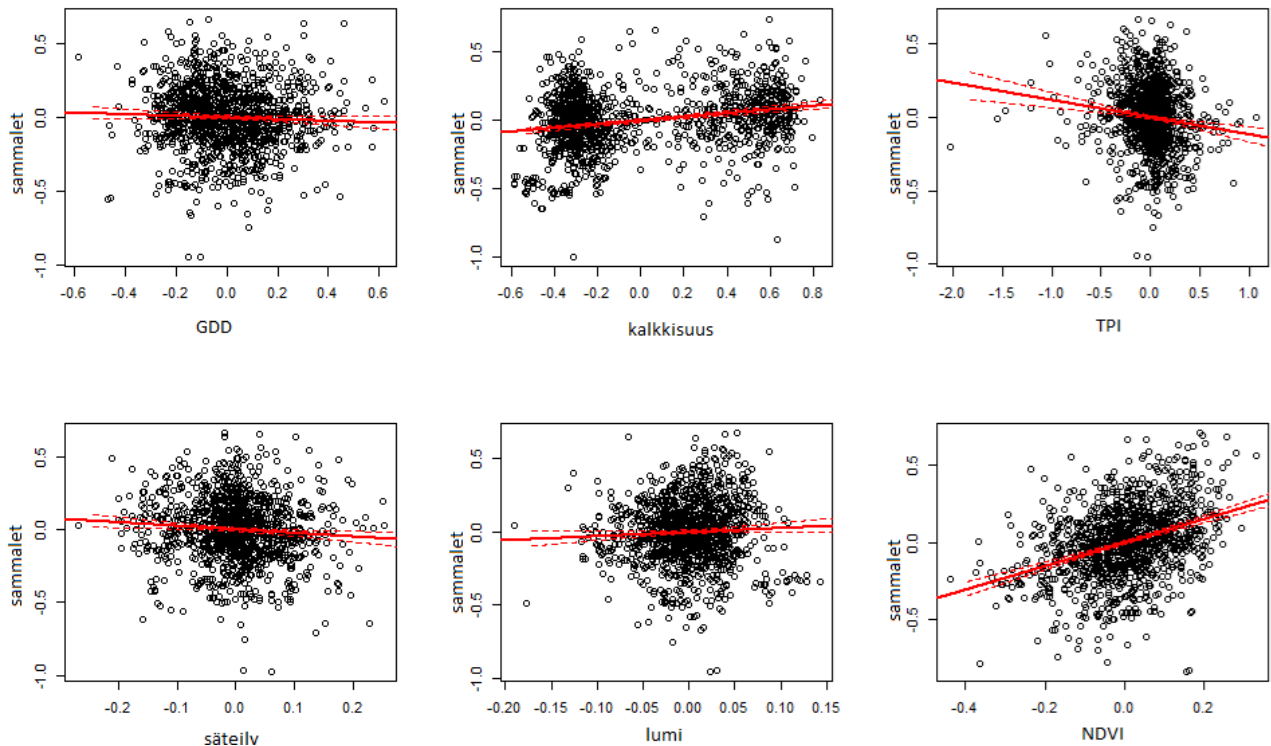
Kuva 8. Putkilokasvien lajirunsautea säätelevien tekijöiden pistepilvet ja osittaiset residuaalit. SEM-mallin residuaalit antavat paremman kuvan muuttujien välisestä suhteesta kuin hajontakuviot.

7.2.3 Sammalet

Malli selitti 37 % sammalien lajirunsauden vaihtelusta. Paras sammalmalli sai Fisherin C-arvon 5,36 ($p = 0,498$). Kaikki polut olivat tilastollisesti erittäin merkitseviä ($p < 0,001$), lukuunottamatta säteilyn (0,002) ja GDD:n (0,0255) suoraa vaikutusta. Merkittävien lajirunsautteen vaikuttava muuttuja oli NDVI, jonka vaikutuskerroin oli $0,74^2$. Erittäin merkittävä vaikutus oli unimodaali ja vaikutus lumen sulamispäivämäärän ja maaperän kalkkisuuden vaikutus sammaliin oli suora, positiivinen ja yhtä suuri, 0,14. Topografialla (-0,14), tehoisalla lämpösummalla (-0,08) ja säteilyllä (-0,07) taas oli suora negatiivinen vaikutus.



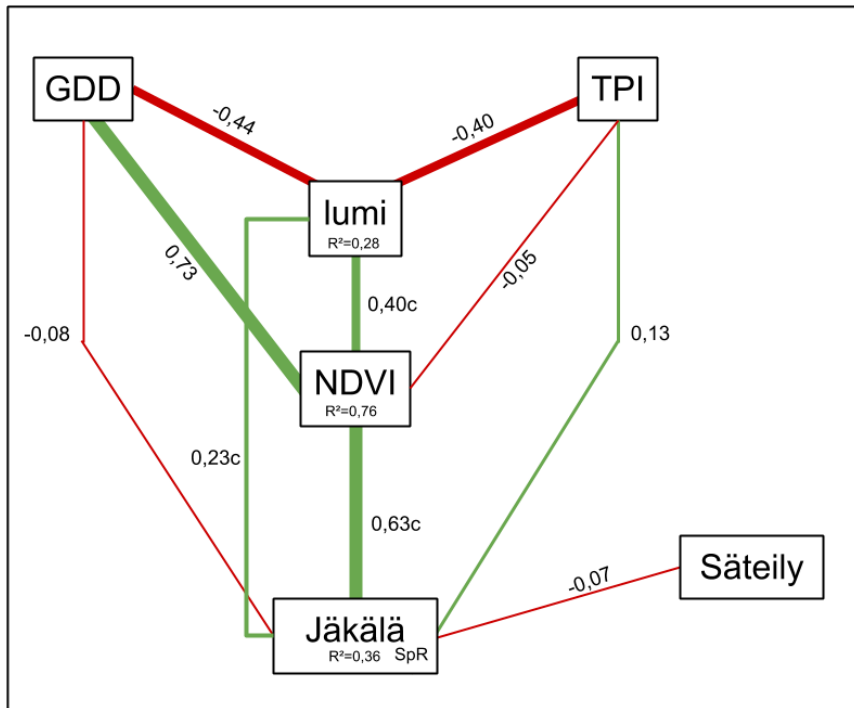
Kuva 9. Ympäristötekijöiden vaikutukset sammalten lajirunsauteen. Lumen vaikutus lajirunsauteen oli lineaarinen, toisin kuin muilla lajiryhmillä. Kalkkisuuden ja topografian vaikutus sammaleiden lajirunsaudelle oli hieman suurempi. Viivan paksuus kuvaa vaikutuksen merkittävyyttä.



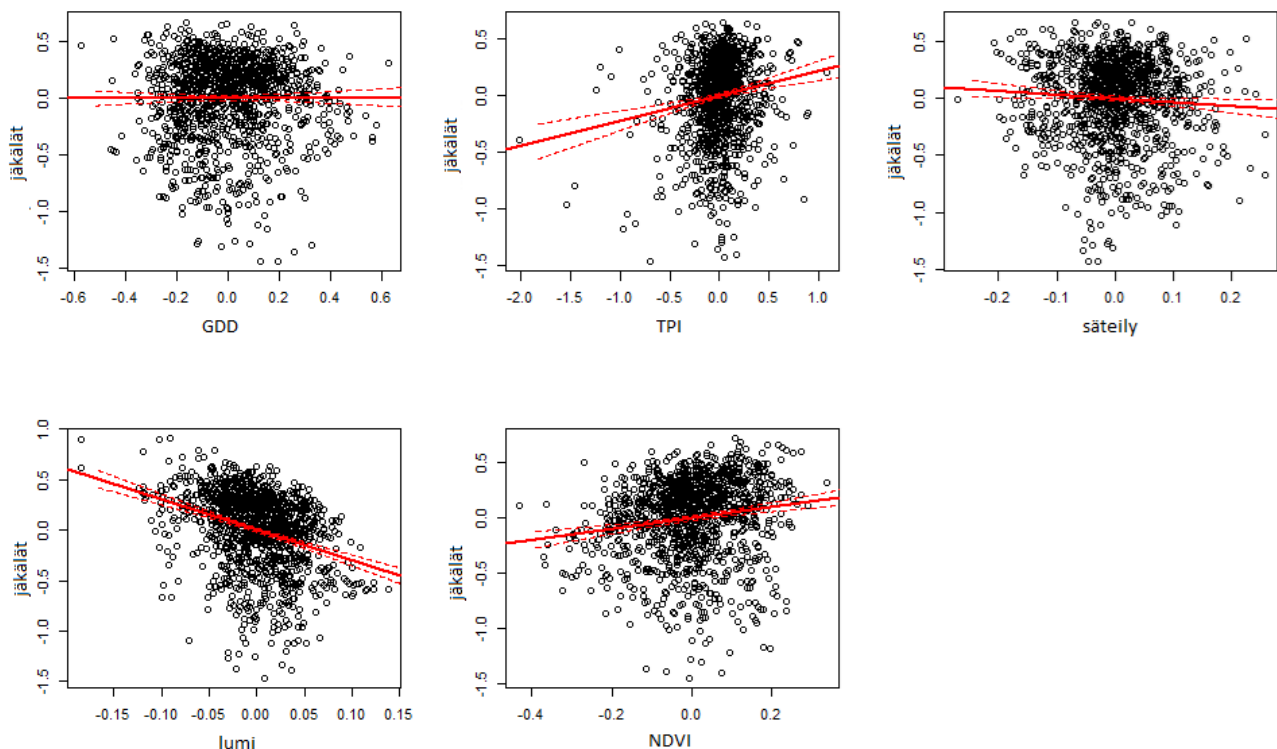
Kuva 10. Rakenneyhtälömallinnuksesta saadut sammalmallin osittaisjäännökset. Osittaisjäännökset putkilokasvi- ja sammalmallin välillä ovat monilta osin samankaltaisia: ainoastaan säteilyn ja lajirunsauden suhde on erilainen. Säteily vaikuttaa negatiivisesti sammaliin ja positiivisesti putkilokasveihin.

7.2.4 Jäkälät

Malli sai Fisherin C-arvon 8,08 ($p = 0,23$). Kaikki vaikutukset olivat erittäin merkitseviä ($p < 0,001$). Jäkälät olivat ainoa lajiryhmä, jonka lajirunsautteen maaperän kalkkisuudella ei ollut merkitsevää vaikutusta ($p = 0,14$). NDVI:n merkitys jäkälille oli alhaisempi kuin muilla lajiryhmillä (0,63). GDD:n ($0,18^2$) ja lumen ($0,32^2$) vaikutus oli toisaalta merkittävämpi kuin muiden lajiryhmien malleissa. Jäkälät ovat ainoa lajiryhmä, jolle maaperän kalkkisuudella ei lopullisessa mallissa ollut merkitystä. Poikkeavaa muihin lajiryhmiin verrattuna oli myös TPI:n positiivinen vaikutus jäkälien lajirunsautteen. TPI:n vaikutus jäkälälajistoon oli 0,09, kun se putkilokasveilla oli -0,07 ja sammalilla -0,14. Lumen vaikutus oli selvästi merkittävämpi (0,32) kuin muilla lajiryhmillä.



Kuva 11. Ympäristötekijöiden vaikutus jäkälien lajirunsauteen. Kaikki kuvan vaikutukset ovat erittäin merkitseviä ($p < 0,001$). Kaikilla taksonilla merkittävin tekijä on NDVI, jonka vaikutus kuhunkin tekijään on unimodaali. Jäkälät ovat ainoa lajiryhmä, jolle maaperän kalkkisuudella ei ollut merkitystä. Poikkeavaa muihin lajiryhmiin oli myös TPI:n positiivinen vaikutus jäkälien lajirunsauteen. Nuoli kuvaa kahden tekijän välistä vaikutussuuntaa, viivan paksuus vaikutuksen merkittävyyttä.



Kuva 12. Jäkälien lajirunsautea mallintavan rakenneyhtälömallin osittaisjäännökset. Lumen ja putkilokasvien osittaisresiduaali oli selvästi negatiivinen ($-0,38$). Osittaisresiduaalit ovat liitteissä.

7.3 Yleistetyt lineaariset mallit

Ympäristömuuttujat selittivät putkilokasvien lajirunsaudesta 61,64 %, sammalten lajirunsaudesta 39,82 % ja jäkälien lajirunsaudesta 60,25 %. Mallien ennustekyvyt vaihtelivat välillä 64,2 % (sammalet) ja 79,9 % (putkilokasvit). Jäkälämallin ennustekyky oli 78,8 %. GLM:en mukaan putkilokasvien lajirunsauteen lineaarisesti vaikuttavia tekijöitä olivat säteily ja maaperän pH, toisen asteen tekijöitä olivat GDD, TPI, lumi ja NDVI. Taksonien välillä oli suhteellisen pieniä eroja suhteen huipukkuuden ja merkitsevien tekijöiden suhteen. Maaperän pH:lla ei havaittu olevan tilastollisesti merkitsevää vaikutusta jäkälien lajirunsauteen. Merkittävät tekijät vaihtelivat mallien välillä. TPI:n vaikutus putkilokasveihin oli unimodaali, muihin lajiryhmiin vaikutus oli suora. Toisaalta säteilyn vaikutus putkilokasveihin oli suora, kun taas muihin taksoneihin vaikutus unimodaali. Kaikki merkitsevyyttä kuvaavat z-arvot olivat $z < 0,001$, lukuun ottamatta sammalmallia, jonka kertoimet saivat suurempia, mutta silti merkitseviä arvoja ($z < 0,01681$).

8. Tulosten tarkastelu

8.1 Merkittävimmät ympäristömuuttujat

Kaikissa malleissa GDD:n, NDVI:n, ja lajirunsauden väliset kertoimet olivat muita tekijöitä suurempia. Muuttujat muodostavat mallissa polun, jonka merkittävyys saattaa jopa peittää alleen muiden lajiryhmien merkittävyyttä (Grace ym. 2016). Ympäristömuuttujilla oli sekä suoria, että epäsuoria vaikutuksia eri ryhmien/taksonien tms. lajirunsauksiin. Epäsuorat vaikutukset suotautuivat lumisuuden ja NDVI:n kautta. GDD:n ja NDVI:n välinen suhde oli suora ja erittäin merkitsevä. Toisaalta lumen kautta välittyvä vaikutus NDVI:iin oli negatiivinen. GDD:n kokonaisvaikutus kasvillisuuden kokonaismäärän kannalta on monimutkainen, sillä GDD:n välitön vaikutus NDVI:iin oli positiivinen, mutta lumen määrään negatiivinen. Lumisuudella taas oli positiivinen, unimodaali vaikutus NDVI:iin. Kokonaisvaikutus jää positiiviseksi, mutta sitä hillitsee lumen välittävä vaikutus; lumisuuden vähentyessä myös NDVI:n arvo pienenee.

Vihreän kasvillisuuden määrää kuvaava NDVI oli tutkimuksessa merkittävin lajirunsautta säätelevä tekijä ($p = 0,53-0,76$). Tulos tukee aikaisempia tutkimuksia (Bertness & Callaway 1994, Grace & Keeley 2006, toisaalta Adler ym. 2011) ja on looginen siten, että rehevillä alueilla myös lajirunsaus on suurin. Jäkälämallissa, jossa NDVI:llä oli pienempi vaikutus, lumen ja GDD:n merkitys oli suurempi kuin muissa malleissa. NDVI korreloi positiivisesti paitsi putkilokasvien, myös sammalien ja jäkälien lajirunsauden kanssa. Jotkin tietyt lajit, esimerkiksi tiiviisti kasvavat varvut tarjoavat suojaa muille lajeille. Tiiviit kasvustot, esimerkiksi sara- tai vihvilätuppaat tarjoavat suojaa tuulelta, mikä

puolestaan vähentää haihduntaa, tai saattaa vaikuttaa suosiollisella tavalla lumen kasautumiseen talvella (Carlsson & Callaghan 1991, Wilson 1959). NDVI on korkein sellaisilla alueilla, joilla on suotuisimmat kasvuolosuhteet. Suotuisimmilla alueilla myös sammalten ja jäkälien lajirunsaus on korkea. Kaikkein haastavimmissa tundraympäristöissä, joissa on huomattavasti vähemmän vihreää kasvillisuutta, kaikkien taksonien lajirunsaus on alhaisempi. NDVI:n ja eri lajiryhmien runsauden välinen suhde oli tässä tutkimuksessa unimodaali. Tulos tukee Gracen ym. (2016) tuloksia, joissa liian suuri biomassan kasautuminen vaikutti putkilokasvien lajirunsauteen negatiivisesti. Kaikkien taksonien lajirunsaus kasvaa NDVI:n kanssa ja vasta kaikkein vihreimmissä ympäristöissä lajimäärät olivat kovan kilpailun takia alhaisempia (Grime 1979, Huston 1973). NDVI:n unimodaalinen vaikutus tukee stressigradienttiteoriaa (Bertness & Callaway 1994). NDVI:n ja lajirunsauteen välinen suhdetta on ongelmallista tulkita, sillä molempiin muuttujiin vaikuttaa myös muita tekijöitä (Grace ym. 2016).

Muiden tekijöiden vaikutukset lajirunsauteen olivat tässä tutkimuksessa huomattavasti vähemmän merkittäviä. Tehoisan lämpösumman vaikutuksen yhteisvaikutuskerroin lajirunsauteen kanssa vaihteli välillä -0,08 (GDD~sammalet) ja 0,18 (GDD~jäkälät). Sammalten osalta suhde on erityisen mielenkiintoinen. GDD:n suora vaikutus sammalille oli negatiivinen, mutta epäsuora vaikutus oli NDVI:n kautta positiivinen. Lämpösumman ja sammalten lajirunsauteen välinen suhde oli negatiivinen, toisin kuin muilla taksonilla. Suhde vaikuttaa kokonaisuudessaan hyvin monimutkaiselta. GDD:n negatiivinen vaikutus sammaliin saattaa johtua pidemmän kasvukauden alueiden kovemmasta kilpailusta ja tiheämmästä putkilokasvipeitosta, mikä saattaa vaikuttaa huonosti kilpailua sietävien sammalten lajirunsauteen. Lämpimissä olosuhteissa myös haihdunta on suurempaa, mikä saattaa vähentää sammalten lajirunsautea.

GDD:lla oli toisaalta myös negatiivinen ja suora vaikutus lumen sulamispäivämäärään. Lumisuuden vaikutus kaikkien taksonien lajirunsauteen oli positiivinen sekä suoraan että välillisesti NDVI:n kautta. Lumisuuden vaikutus sammaliin oli suora, muissa malleissa unimodaali. Lumenviipymillä kasvaa niille ominaista lajistoa, mm. jäätörviäkälä *Cladonia ecmocyna* ja jääleinikki *Ranunculus glacialis*, mikä kasvattaa niiden lajimäärää.

Lumen sulamispäivämäärän vaikutus NDVI:in oli positiivinen (0,40) ja unimodaali. Vaikutus johtuneee lumen suojaavasta vaikutuksesta talvisin. Lumisimmilla alueilla kasvukauden lyhyys alkaa rajoittaa herkimpien lajien esiintyvyyttä. Sekä vaikutuskertoimen suuruus että suhteen unimodaalisuus

vaihtelivat eri malleissa, mutta vaikutus oli kaikissa malleissa positiivinen. Lumettomat alueet ovat herkkiä kuivumiselle lumettomuuden ja maaperän kosteutta säätelevän topografian vaikutuksen takia. Vihreän kasvillisuuden määrän ja lajirunsauden välinen yhteys oli kaikissa taksoneissa positiivinen, merkittävä ja unimodaali. Suhteen laatu tukee vallitsevia teorioita kasvillisuuden määrän ja lajirunsauden välisestä suhteesta (esim. Grime 1973, Brooker ym. 2008), joiden mukaan kasvillisuuden määrä korreloi positiivisesti lajirunsauden kanssa. Peittävät kasvilajit tarjoavat suojaa muille kasveille, siten kasvattaen lajirunsautta. Liian tiheä kasvipeite alkaa puolestaan vaikuttaa negatiivisesti lajirunsauteen. Ekosysteemin tuottavuutta ja lajirunsauksia säätelevät osittain samat tekijät. GDD:llä ja lumisuudella oli positiivinen vaikutus lajirunsauteen, TPI:llä negatiivinen (jäkäliä lukuunottamatta). NDVI:n suuri vaikutuskerroin kertoo, että välittävänä tekijänä se kannattaa ottaa huomioon malleissa. Vihreän kasvillisuuden runsaus on merkittävä ekosysteemin muuttuja, joka säätelee muiden ominaisuuksien vaikutuksia.

8.2 Lumi

Lumen suorat vaikutukset eri taksonien runsauksiin vaihtelivat. Sulamispäivän vaikutus oli kuitenkin positiivinen kaikissa malleissa. Myöhemmin sulavilla alueilla lajirunsaudet olivat siis korkeampia. Lumi suojaa eliöitä talvisilta lämpötilanvaihteluilta, toisaalta lumisimpien alueiden kasvukausi on lyhyt. Lunta keräntyy alaville alueille, joilla lajirunsaudet ovat erityisesti kasvien osalta suurempia. Näillä alueilla maaperän kosteus on suurempi. Maaperän kosteus on monien lajien kasvua rajoittava tekijä joten lumen positiivinen vaikutus johtuu osittain yhteisestä säätelevästä tekijästä. Toisaalta lumisuus alavilla alueilla saattaa voimistaa kosteuden positiivisia vaikutuksia.

Lumen keskimääräinen sulamispäivä vaikutti huomattavan paljon vihreän kasvillisuuden määrään ($\text{Lumi} \sim \text{NDVI}$: $0,40^2$). Lumisuuden ja sammalten lajirunsauden välinen suhde oli suora, muihin taksoneihin vaikutus oli huipukas. Unimodaali suhde on ymmärrettävä, sillä kaikista lumisimmilla alueilla sekä NDVI että lajirunsaudet vähenevät. Lumisuuden ja sammalten lajirunsauden välinen suhde on mielenkiintoinen. Lumella oli suoran vaikutuksen lisäksi epäsuora vaikutus NDVI:n kautta. Lumisuudella on myös positiivinen ja unimodaali vaikutus NDVI:iin. Lumikerros suojelee kasveja ääriolosuhteilta ja lisää maaperän kosteutta.

Taulukko 1. Rakenneyhtälömallien muuttujien väliset suhteet, vaikutuskertoimet ja suhteen tulkinta.

Vaikutus	Vaikutuskerroin	Tulkinta
GDD~putkilokasvit	0.160 ²	Useammalla lajilla on mahdollisuus selvitä lämpimämmässä ympäristössä. Kuumimmissa ympäristöissä osa lajeista ei selviydy.
TPI~putkilokasvit	-0.073	Korkeammat alueet ovat kuivempia ja suojattomampia.
lumi~putkilokasvit	0.103 ²	Lumi säätelee maaperän kosteutta ja luo suotuisia olosuhteita.*
NDVI~putkilokasvit	0.761 ²	Vihreimmän kasvillisuuden alueilla myös lajirunsaus on suurin.*
säteily~putkilokasvit	0.045	Säteily ja lämpö parantavat yhteyttämistä.
kalkki~putkilokasvit	0.074	Kalkki parantaa ravinteidenottoa ja puskuroi maaperän happamuutta.

Vaikutus	Vaikutuskerroin	Tulkinta
GDD~sammalet	-0.082	Lämpimimmillä alueilla kilpailu ja haihdunta vaikeuttavat sammalten selviytymistä.
TPI~sammalet	-0.135	Sammalten lajirunsaus on keskittynyt suojaisiin ympäristöihin.
lumi~sammalet	0.139	Lumi säätelee maaperän kosteutta ja luo sammalille suotuisia olosuhteita.
NDVI~sammalet	0.737 ²	Sekä NDVI että lajirunsaus kasvavat suotuisimmilla kasvupaikoilla. Kasvillisuuden suojaavat vaikutukset kumoavat kilpailun haitat.*
säteily~sammalet	-0.07	Säteily lisää haihduntaa, mikä vaikeuttaa sammalten selviytymistä.
kalkki~sammalet	0.139	Kalkki parantaa sammalten ravinteidenottoa ja puskuroi maaperän happamuutta.

Vaikutus	Vaikutuskerroin	Tulkinta
GDD~jäkälät	0.178 ²	Lämpimän ympäristön tuomat edut ovat merkittävämpiä kuin kilpailun tuomat haitat*
TPI~jäkälät	0.085	TPI:llä on negatiivinen vaikutus muihin taksoneihin. Muiden lajien puuttuessa jäkälien lajirunsaus kasvaa.
lumi~jäkälät	0.321 ²	Lumisuus parantaa jäkälien selviytymistä tarjoamalla suojaa ja säätelemällä maaperän kosteutta.*
NDVI~jäkälät	0.535 ²	Sekä NDVI että lajirunsaus kasvavat suotuisimmilla kasvupaikoilla. Kasvillisuuden suojaavat vaikutukset kumoavat kilpailun haitat.*
säteily~jäkälät	-0.071	Kilpailu aurinkoisilla paikoilla haittaa jäkäliä.

*suhde on unimodaali ja sen merkitys kääntyy päinvastaiseksi ääriolosuhteissa

8.3. Topografia

Mesotopografia vaikuttaa lumen alueelliseen jakautumiseen (Aalto ym. 2018). Korkeammilla paikoilla lumen sulamispäivämäärä oli selvästi aikaisempi verrattuna painanteisiin (TPI~lumi -0,40). Lumen jakautumisen lisäksi topografia vaikuttaa myös veden alueelliseen jakautumiseen. Mesotopografia säätelee maaperän kosteutta (le Roux ym. 2013), mikä puolestaan vaikuttaa voimakkaasti eri eliöryhmiin. TPI:llä oli myös heikko (-5), mutta erittäin merkitsevä ($p < 0,001$) vaikutus NDVI:iin. Mallinnuksen mukaan TPI säätelee kasvillisuuden määrää, mutta vaikutus oli epäselvä.

TPI:n vaikutuksen vaihtelu eri taksonien välillä oli suurta ja sen vaikutukset eri taksoneihin olivat jopa täysin päinvastaiset. Positiivinen suhde jäkälien lajirunsauden ja TPI:n välillä tarkoittaa, että ympäristöä korkeammilla paikoilla jäkälien lajirunsaus on korkeampi. TPI:n positiivinen vaikutus jäkälien lajirunsauteen selittyy jäkälien ekologialla. Jäkälillä on monia sopeumia kuiviin ympäristöihin, joilla myös on vähäisempää kilpailua. Jäkälät ovat heikkoja kilpailijoita ja niiden lajirunsaus kasvaa.

8.4. Maaperä

Maaperän pH oli yksi sammalten lajirunsauteen eniten vaikuttavista tekijöistä (0,14). Vaikutus eri taksonien välillä vaihteli suhteellisen paljon. Putkilokasveihin kalkkisuuden vaikutus oli pienempi ja jäkäliin sillä ei ollut vaikutusta. Maaperän pH:n vaihteleva merkitys eri lajien esiintymiselle luo paikallista vaihtelua kasvillisuuteen; kalkkisimmilla alueilla kasvaa näiden paikkojen erikoislajeja. Maaperän kalkkisuuden on todettu vaikuttavan positiivisesti myös monien jäkälälajien esiintymiseen (Arnesen ym. 2007). Mallinnuksessa ei kuitenkaan havaittu merkitsevää yhteyttä jäkälien lajirunsauden ja maaperän kalkkisuuden välillä. Kalkkia suosivia lajeja, kuten esimerkiksi poronkuppijäkälä *Solorina crocea*, on kuitenkin dokumentoitu (Stenroos ym. 2011). Kalkkinsuosijalajien osuus koko jäkälälajistosta on kuitenkin vain pieni osa ja kalkkivaikutus saattaa hukkua merkittävämpien vaikutusten alle. Lisäksi kokonaislajirunsaus voi olla heikko kalkkivaikutuksen mittari, sillä kalkkinsuosijalajit menestyvät paremmin korkean pH:n alueella, mutta vievät samalla elintilaa muulta lajistolta.

8.5. Säteily

Säteilyn vaikutus vaihteli taksonien välillä. Kaikki vaikutukset olivat kuitenkin suhteellisen vaatimattomia verrattuina muihin ympäristötekijöihin. Putkilokasvien lajirunsaus kasvoi säteilyn kasvaessa, kun taas kryptogrammeihin säteilyllä oli negatiivinen vaikutus. Vaikutuskertoimet olivat

suhteellisen alhaisia ja vaihtelivat välillä 0,05 (putkilokasvit) ja -0,07 (sammalet ja jäkälät). Putkilokasvien positiivinen vaste johtuu kasvien yhteyttämisen edellyttämästä valontarpeesta sekä monille kasveille suotuisista korkeammista lämpötiloista. Negatiivinen vaikutus saattaa selittyä säteilyn evapotranspiraatiota kasvattavalla vaikutuksella. Kuivuminen haittaa erityisesti sammalten kasvua. Myös putkilokasvien parempi menestyminen saattaa vaikuttaa negatiivisesti kryptogrammien menestymiseen, sillä putkilokasvit ovat vahvempia kilpailijoita.

8.6. Vertailu GLM:n ja SEM:n tulosten välillä

GLM:n ja SEM:n välillä oli eroja mallinnuksen tuloksena saatujen suhteiden merkitsevyydessä ja unimodaalisuudessa. Mallien välillä oli kuitenkin myös paljon yhtäläisyyksiä ja tulokset pikemmin tukivat toisiaan kuin olivat ristiriidassa. Kaikkien mallien mukaan NDVI:n vaikutus ja käytettyjen muuttujien väliset vaikutukset olivat merkittäviä. SEM:in mukaan säteilyllä ja NDVI:llä ei ollut merkitsevää yhteyttä, vaikka GLM:n mukaan se oli merkitsevä ($p < 0,05$). Lineaarisen mallin mukaan $TPI \sim NDVI$ -suhde on unimodaali, kun taas SEM:in mukaan suhde on suora. Pienet erot mallien välillä kertovat GLM:n mukaan tehoisan lämpösumman vaikutus lumensulamispäivämäärään on unimodaali ja SEM:n mukaan suora. Maaperän pH:n ja jäkälän lajirunsauden välillä ei ollut havaittavissa yhteyttä SEM- tai GLM-malleissa. Säteilyindeksillä ei ollut vaikutusta lumisuuteen kummassakaan mallissa. Samankaltaiset tulokset eri malleissa antavat vakuuttavan kuvan mallien toiminnasta.

8.7 Spatiaalinen autokorrelaatio

Aineiston spatiaalista autokorrelaatiota kuvaava Moranin indeksi vaihteli aineistossa välillä 0,39 (GDD) ja 0,02 (TPI). Putkilokasvien lajirunsauden Moranin I oli 0,09, sammalien 0,05 ja jäkälän 0,07. GLM-mallien residuaalien spatiaalinen autokorrelaatio oli hyvin vähäistä, välillä 0,01 ja 0,02. Analyysin luotettavuutta kuvaavien p-arvojen ollessa $< 0,001$ voidaan olettaa, että aineisto ei ole spatiaalisesti autokorreloitunutta.

9. Johtopäätökset

9.1 Tutkimuskysymykset

Arktis-alpiinisen ympäristön lajirunsautteen vaikuttavat sekä ylätasen ympäristömuuttujat (mm. lämpötila ja topografia) että niiden vaikutusta säätelevät välittävät muuttujat, kuten lumisuus ja kasvillisuuden määrä. Välittävät eli endogeeniset muuttujat saattavat joko voimistaa tai heikentää ylätasen muuttujien vaikutuksia. Monien eri muuttujien vaihtelu tekee arktis-alpiinisesta tundra

hyvin vaihtelevan elinympäristön, mikä toisaalta kasvattaa lajimäärää (Constanza ym. 2011), mutta toisaalta monimutkaistaa tutkimusympäristöä, mikä luo tarpeen laajalle työkaluvalikoimalle.

Mitkä ovat arktis-alpiinisen ympäristön merkittävimmät kasvillisuutta säätelevät ympäristötekijät ja miten ne vaikuttavat toisiinsa?

Tulokset olivat alkuperäisen hypoteesin kanssa linjassa ja viittaavat siten mallin toimivuuteen. GDD vaikuttaa negatiivisesti lumisuuteen ja positiivisesti vihreän kasvillisuuden määrään. Ympäristöä korkeammilla alueilla lumi sulaa aiemmin ja niillä on vähemmän kasvillisuutta. Lumisuus kasvattaa vihreän kasvillisuuden määrää. Tämä ei välttämättä johdu pelkästään lumen suorista positiivisista vaikutuksista, vaan myös osittain maaperän kosteudesta. Kasvillisuuteen vaikuttaa positiivisesti sulavan lumen tuoma kosteus ja lumen kertyminen maaperän painanteisiin. Kosteat painanteet ovat suotuisia kasvuympäristöjä. Lumisuus ja kasvillisuus säätelevät lämpötilan ja topografian vaikutuksia kaikissa tutkituissa taksoneissa. GDD:llä on suora positiivinen vaikutus jäkälien ja putkilokasvien lajirunsauksiin, mutta sen vaikutuksia hillitsevät sen negatiivinen vaikutus lumisuuteen ja toisaalta vihreän kasvillisuuden määrään, jolla on huipukas vaikutus. Välittävät tekijät monimutkaistavat suhdetta.

NDVI:llä oli positiivinen, unimodaali vaikutus kaikkiin taksoneihin. Hyvillä kasvupaikoilla on eniten vihreää kasvillisuutta ja kaikki lajiryhmät menestyvät parhaiten näillä paikoilla. Vasta kaikkein tiheimmin kasvavilla alueilla kaikkien lajiryhmien lajirunsaus vähenee, kun heikommat lajit häviävät kilpailussa.

Miten ympäristötekijöiden vaikutus eri lajiryhmien runsauteen vaihtelee?

Ympäristötekijöiden merkityksen suuruus eri lajiryhmille vaihteli jonkin verran, mutta pääsääntöisesti niiden vaikutusten kolmelle lajiryhmälle voidaan tulosten perusteella sanoa olevan samankaltaisia. Merkittävin poikkeus on säteilyn suora vaikutus lajirunsauteen; putkilokasvit olivat ainoa lajiryhmä, joihin auringon säteilyn määrällä oli positiivinen vaikutus. Putkilokasvit osaavat mahdollisesti hyödyntää säteilyä tehokkaimmin eivätkä välttämättä kärsi sen aiheuttamista vaurioista merkittävästi. Maaperän ravinteisuus ei vaikuttanut jäkälien lajirunsauteen merkittävästi, toisin kuin kasveihin ja sammaliin.

Toimiiko rakenneyhtälömallinnus selvittäessä tundraympäristön lajirunsauteen vaikuttavia tekijöitä?

Tulosten perusteella SEM-mallinnusta voi käyttää arktis-alpiinisen ympäristön eliömaantieteellisten kysymysten selvittämisessä. SEM:n vahvuus on erityisesti sen kyky selventää ekosysteemin suorien ja epäsuorien vaikutusten merkitystä. SEM on menetelmänä helppo ottaa käyttöön ja menetelmää päivitetään edelleen mallinnuksen luotettavuuden lisäämiseksi. Mallintamista helpottaa laaja ja laadukas aineisto.

9.2 Rakenneyhtälömalli

Lajirunsauksiin vaikuttavien tekijöiden suorien ja epäsuorien vaikutusten mallinnus onnistui SEM-menetelmien avulla. Mallit kykenivät erottelemaan merkittävimpiä lajirunsauksiin vaikuttavia tekijöitä eri lajiryhmissä ja kertomaan niiden välisistä suhteista. Tulokset vaikuttavat pääasiassa loogisilta ja niitä tukee aikaisempi tutkimustieto. Tulokset ovat suurelta osin linjassa yleistettyjen lineaaristen mallien kanssa, mikä lisää niiden luotettavuutta.

Rakenneyhtälömallin vahvuudet ovat sen kyvyssä tarkastella laajoja, hierarkkisia järjestelmiä. Arktis-alpiinisen tundran kasvillisuuteen vaikuttavat monen eri hierarkiatason tekijät. Yhtenä SEM:in ominaisuuksista verrattuna muihin menetelmiin on, että SEM menetelmänä hyväksyy useamman riippuvan muuttujan yhdellä kertaa, mikä on sen suurin etu tutkittaessa kokonaisia järjestelmiä (Grace ym. 2012, 2014). SEM myös sallii muuttujien keskinäisen korrelaation ja ottaa tämän huomioon analyysissa. Menetelmän monipuolisuudesta huolimatta SEM-mallinnuksessa on mahdollista valita liian suuri määrä muuttujia, jolloin malli ylisovittaa niitä ja yrittää löytää yhteyksiä, joita ei ole olemassa. Tutkimuksen tarkoituksena oli myös kokeilla rakenneyhtälömallinnuksen toimivuutta tämän aineiston käytössä. Kohtuullisen laaja, 1200 tutkimusalaa käsittävä ja alueellisesti laaja aineisto parantaa tässä tutkimuksessa saatujen tulosten luotettavuutta.

SEM-menetelmiä on toistaiseksi käytetty suhteellisen vähän eliömaantieteen tutkimuksessa, vaikka joitain kannustavia tuloksia on saatu (mm. Grace ym. 2016, Pajunen ym. 2017). SEM-mallinnusta on käytetty myös tundraympäristönkin tarkastelussa (Aalto ym. 2018). Tämän tutkimuksen tulosten perusteella rakenneyhtälömallinnus on erinomainen työkalu monimutkaisten ympäristöjen mallintamiseen.

9.3 Tundran lajirunsauteen vaikuttavat tekijät

Kasvillisuuden määrä, jonka proksimaalimuuttujana oli tutkimuksessa NDVI, on tulosten perustella kaikkiin taksoneihin voimakkaimmin vaikuttava tekijä. NDVI:tä puolestaan säätelivät tehoisa lämpösumma (GDD), lumisuus ja topografia. Eksogeenisten muuttujien TPI ja GDD vaikutus oli sekä suora että suotautunut kahden endogeenisen muuttujan (lumi ja NDVI) läpi. Monimutkainen vaikutus vaikeuttaa hierarkkisen järjestelmän tarkastelua, mikä korostaa SEM:in hyödyllisyyttä. Hierarkkisuus myös korostaa endogeenisten muuttujien tärkeyttä. Lumen tärkeyttä kasvien menestymistä säätelevänä tekijänä on saatettu viime aikoihin asti aliarvoida (Niittynen ym. 2018). Kasvillisuuden vaikutus ympäristötekijöiden vaikutusta säätelevänä tekijänä on laajasti tutkittu aihe (esim. Callaway ym. 2002, Brooker ym. 2008, Mod ym. 2014), jonka tuntemusta tämän tutkimuksen tulokset täydentävät.

Malleissa korostui $GDD \sim \text{lumi} \sim NDVI \sim \text{lajirunsaus}$ -polun suuri merkitys. Tulokset ovat monilta osin linjassa Gracen ym. (2016) tulosten kanssa; kasvilajirunsaus on suotuisilla alueilla suurin, mutta kaikkein tiheimmissä kasvustoissa lajirunsaus vähenee lisääntyneen kilpailun takia. Lumisuuteen puolestaan vaikuttavat merkittävästi sekä topografia että lämpösumma. Lämpötilan vaikutus korostuu tällä tavalla, sillä se vaikuttaa sekä suoraan, että lumisuuden ja NDVI:n kautta.

Pieniä, mutta merkitseviä ja suoria vaikutuksia tässä työssä testatuilla muuttujilla oli myös säteilyn määrällä ja maaperän pH:lla. Säteilyn merkitys vaihteli eri taksonien välillä suuresti. Sammaliin ja jäkäliin säteily vaikutti negatiivisesti, putkilokasveihin positiivisesti. Putkilokasvien lajirunsaus on suurempi alueilla, jotka saavat paljon säteilyä. Säteilyn negatiiviset vaikutukset johtuvat, siitä että korkeamman säteilyn alueilla maaperän kosteus on alhaisempi ja putkilokasvien kilpailu on voimakkaampaa. Maaperän kalkkisuusindeksin suhteellisen pieni vaikutus johtuu mahdollisesti sen häviämisestä muiden, merkittävämpien tekijöiden alle. Kalkkisuudella on merkittävä vaikutus ainoastaan joidenkin tiettyjen lajien tai sukujen esiintymiseen, eivätkä ne siten välttämättä korostuu tällaisessa aineistossa. Myös jäkälissä on kalkinsuosija/-vaatijalajeja, mutta kalkin merkitys näiden lajien esiintymisen mahdollistajana ei näy tuloksissa.

Topografialla oli suoran lajirunsausvaikutuksen lisäksi merkittävä negatiivinen vaikutus lumisuuteen ja vähäisempi vaikutus NDVI:iin. Topografian suora positiivinen vaikutus jäkäliin erosi muista taksonista. Korkeammilla alueilla jäkälälajisto monipuolistuu ja muiden taksonien lajirunsaudet laskevat. Vaikutukset selittyvät topografian maaperän kosteutta ja lumen jakaututumista

säatelevillä ominaisuuksilla. Kuivuminen rajoittaa jäkälien kasvua vähemmän kuin muita taksoneita. Topografian alueelliset vaikutukset saattavat kuitenkin tulevaisuudessa muuttua. GDD~lumi~NDVI-lajirunsaus-vaikutuspolku on monimutkainen ja sen muuttujien vaikutuksia on vaikeaa arvioida. GDD:n ja NDVI:n suhdetta monimutkaisti lumisuus. Niittysen ym. (2018) mukaan nouseva lämpötila kasvattaa lajirunsausta, kun vain näiden kahden muuttujan suhdetta tarkastellaan. Kun malleihin otetaan mukaan lumisuus, heikkenevä lumitilanne aiheuttaa monien lajien paikallisen katoamisen ja lajirunsaus vähenee.

Tulokset kuvaavat ympäristötekijöiden vaikutuksia suhteellisen tarkasti ja kattavasti. Subarktisten kasvien, sammalien ja jäkälien lajirunsauteen vaikuttaa ensisijassa NDVI, johon taas vaikuttaa GDD. NDVI:n vaikutus kaikkien taksonien lajirunsauteen oli unimodaali. Korkeimman NDVI:n alueilla hallitsevien putkilokasvilajien kilpailukyky saattaa syrjäyttää heikompia lajeja tai lajiryhmiä, esimerkiksi jäkäliä (Fraser ym. 2014). Ilmaston lämmetessä vähemmän kilpailukykyisiä lajeja saattaa uhata häviäminen, kun lämmöstä enemmän hyötyvät eteläiset lajit yleistyvät ja tundralle siirtyy muuttuneisiin olosuhteisiin paremmin sopeutuneita lajeja. Mallit kuvastavat ainoastaan tämänhetkistä tilannetta. Tundraympäristön muuttuessa ympäristötekijöiden väliset suhteet ja niiden vaikutukset lajirunsauteen saattavat muuttua. Mallit antavat kuitenkin kuvan ympäristötekijöiden tämänhetkisistä merkityksistä ja niistä voidaan tehdä johtopäätöksiä tundrakasvillisuuteen vaikuttavien tekijöiden tärkeydestä.

9.4 Tulosten luotettavuus

Tulosten luotettavuutta lisäsivät aineiston kattavuus, kirjallisuuden käyttö tutkimuksen suunnittelun pohjana ja vertailu glm:iin. Tutkimuksessa käytettiin topografiaindeksiä maaperän kosteuden proksimaalimuuttujana. Funktionaalisten topografiamuuttujien käyttö (esim. TWI, Moeslund ym. 2013) olisi saattanut antaa erilaisia tuloksia. Tutkimuksen toistaminen käyttämällä erilaisia ympäristömuuttujia minkä tahansa tekijän osalta antaisi lisää luotettavuutta tuloksille.

Tutkimuksen aineisto kerättiin laajalta alueelta ja kentällä pyrittiin huomioimaan keräyspisteiden sijoittuminen sekä alueellisesti että eri ympäristögradientteilla. Toisaalta sama malli ei välttämättä sovellu sekä koivumetsävyöhykkeen että paljakan kasvillisuudelle, sillä ympäristötekijöiden merkitys muuttuu eri korkeusvyöhykkeillä (esim. topografia, Riihimäki ym. 2017). Inhimilliset virheet aineistoa kerätessä ovat mahdollisia ja määrittämisvirheen mahdollisuus on olemassa kaikissa lajiryhmissä. Pienet yksilöt saattavat myös yksinkertaisesti jäädä huomiotta. Työskentely

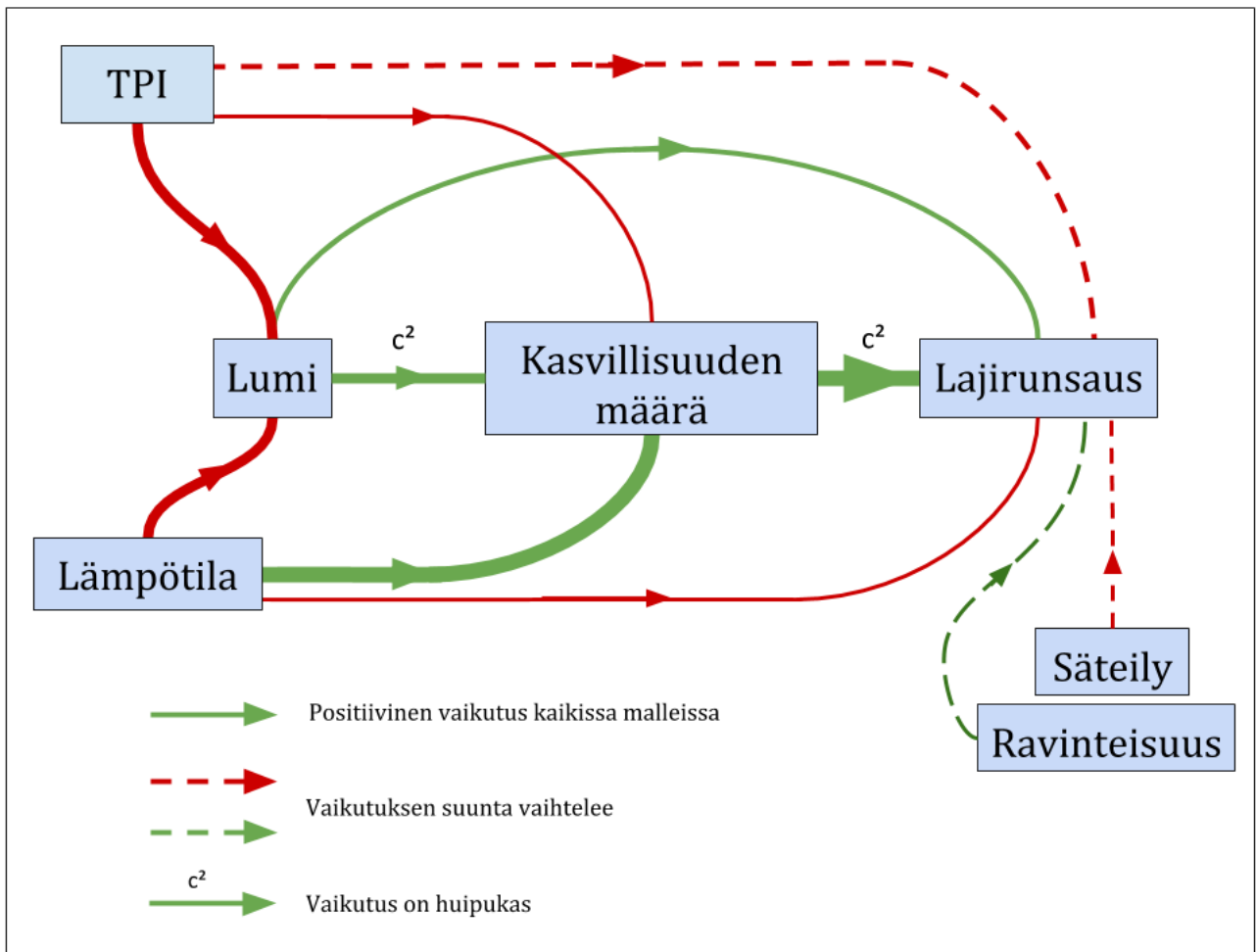
työpareittain ja keskustelu määrittäisperusteista auttoivat vähentämään näitä virheitä. Pienemmässä mittakaavassa tutkimusalojen paikat arvottiin, jotta välttyttäisiin havainnointiharhalta. Havaintojen suuri määrä takaa sen, että aineisto kuvaa hyvin subarktista kasvillisuutta. Rakenneyhtälömalli pystyy huomioimaan aineiston suuret korrelaatiot. Kokemus rakenneyhtälömallinnuksen käytöstä olisi tuonut varmuutta mallinnukseen. Testien toistaminen GLM-malleilla lisäsi tulosten luotettavuutta.

10. Yhteenveto

Tämä tutkimus hyödynsi rakenneyhtälömallinnusta arktis-alpiinisen ympäristön putkilokasvien, sammalten ja jäkälien lajirunsauteen vaikuttavien tekijöiden merkityksen määrittelyssä. Lajirunsauteen vaikuttavina ympäristömuuttujina käytettiin lumisuutta, topografiaa, vihreän kasvillisuuden määrää, maaperän pH:ta, säteilyä ja kasvukauden aikaista lämpötilaa. Pohjois-Norjan tutkimusalue kattaa laajan alueen sekä monien ympäristömuuttujien gradientteja. Kerätyn aineiston kattavuuden ansiostamallinnuksessa oli mahdollista löytää aineistosta epäselviäkin yhteyksiä eri ympäristötekijöiden ja lajiryhmien runsauksien välillä.

Tulosten perusteella kolmen lajiryhmän runsautta säätelee voimakkaasti kasvillisuuden määrä, jota puolestaan säätelee kasvukauden tehoisa lämpösumma. Voimakkaimman suoran vaikuttajan, NDVI:n, suhde lajirunsauteen oli huipukas ja voimakkaan NDVI:n kasvun seurauksena kasvilajirunsaus saattaa vähentyä. Tämän lisäksi osa kylmiin olosuhteisiin sopeutuneista lajeista kärsinee lisääntyvästä kilpailusta tundran vihertyessä. Tulevaisuudessa tämän suhteen merkitys saattaa olla erityisen suuri tundrakasvien levinneisyyden kannalta.

GDD-NDVI-lajirunsaus-polun merkittävyys oli selvästi muita tekijöitä merkittävämpi ja saattoi peittää muiden tekijöiden vaikutusta. NDVI:tä säätelivät voimakkaasti myös lumen sulamispäivämäärä, jota taas säätelivät topografia ja tehoisa lämpösumma (kuva 13). Muiden testattujen tekijöiden (säteily ja pH) vaikutuskertoimet olivat selvästi pienempiä, vaikka vaikutukset olivat merkitseviä.



Kuva 13. Tässä tutkimuksessa selvitettyjä arktis-alpiinisen ympäristön kasvi- ja jäkälälajirunsauteen vaikuttavia tekijöitä, niiden merkitys ja suhteen huipukkuus. Viivan paksuus kuvaa vaikutuksen voimakkuutta. Katkonainen viiva tarkoittaa, että vaikutus vaihteli lajiryhmien välillä. Merkittävimmin lajirunsauteen vaikutti kasvillisuuden määrä (NDVI), jota taas sääтели voimakkaimmin lämpötila.

SEM soveltui hyvin subarktisen kasvillisuuden lajirunsauteen mallintamiseen. Tulokset kuvasivat luotettavasti arktis-alpiinisen tundran kasvillisuuteen vaikuttavien tekijöiden merkityksiä ja niiden välisiä suhteita. Mallien tuloksia vertailtiin yleisemmin käytettyjen GLM:n tuloksiin. SEM- ja GLM-mallit erosivat toisistaan yksittäisten vaikutusten suhteen, mutta kokonaisuutena tuloksia voidaan pitää toisiaan tukevana eikä ristiriitaisina. SEM:lla oli mahdollista selvittää lajirunsauteen suoraan vaikuttavien tekijöiden merkitysten lisäksi ympäristömuuttujien väliset suhteet, mikä antaa lisää tietoa näiden tekijöiden lopullisesta vaikutuksesta kasviyhteisöön. SEM-mallinnus on toimiva työkalu mallinnettaessa arktis-alpiinisen ympäristöä.

11. Kiitokset

Haluan kiittää kaikkia kentällä mukana olleita, erityisesti Inka Voutilaista, Atte Laakaa, Pekka Niittystä, Julia Kemppistä, Heidi Modia, Annina Niskasta, Elina Puhjoa ja Anna Virkkalaa, sekä Miska Luotoa, joka oli sekä kentällä että ohjasi tämän työn.

12. Lähteet

- Aalto J., P. le Roux & M. Luoto (2013). Vegetation mediates soil temperature and moisture in arctic-alpine environments. *Arctic, antarctic, and alpine research* 45: 4, 429–439.
- Aalto, J., D. Scherrer, J. Lenoir, A. Guisan & M. Luoto (2018). Biogeophysical controls on soil-atmosphere thermal differences: implications on warming arctic ecosystems. *Environmental research letters* 13: 7, 1–11.
- Adler, P. E. Seabloom, E. Borer, Helmut H. Y. Hautier, A. Hector, W. Harpole, L. O'Halloran, J. Grace, T. Anderson, J. Bakker, L. Biederman, C. Brown, Y. Buckley, L. Calabrese, C-J Chu, E. Cleland, S. Collins, K. Cottingham, M. Crawley, E. Damschen, K. Davies, N. DeCrappeo, P. Fay, J. Firn, P. Frater, E. Gasarch, D. Gruner, N. Hagenah, J. Lambers, H. Humphries, V. Jin, A. Kay, K. Kirkman, J. Klein, J. Knops, K. La Pierre, J. Lambrinos, W. Li, A. MacDougall, R. McCulley, B. Melbourne, C. Mitchell, J. Moore, J. Morgan, B. Mortensen, J. Orrock, S. Prober, D. Pyke, A. Risch, M. Schuetz, M. Smith, C. Stevens, L. Sullivan, G. Wang, P. Wragg, J. Wright & L. Yang (2011). Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science* 333, 1750–1753.
- Aerts, R., J. Cornelissen & E. Dorrepaal (2006). Plant performance in a warmer world: general responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events. *Plant ecology* 182, 65–77.
- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & J. Jalas (1968). Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales botanica Fennici* 5, 169–211.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on automatic control* 19: 6, 716–724.
- Akaike, H. (1987). Factor analysis and AIC. *Psychometrika* 52: 3, 317–332.

- Arnesen, G., P. Beck & T. Engelskjøn (2007). Soil acidity, content of carbonates and available phosphorus are the soil factors best correlated with alpine vegetation: Evidence from Troms, North Norway. *Arctic, antarctic and alpine research* 39, 189–199
- Asbjørnsen, H., G. Goldsmith, M. Alvarado-Barrientos, K. Rebel, F. Van Osch, M. Rietkerk, J. Chen, S. Gotsch, C. Tobón, D. Geissert, A. Gómez-Tagle, K. Vache, & T. Dawson, (2011): Ecohydrological advances and applications in plant–water relations: a review. *Journal of plant ecology* 4, 3–22.
- Baack, E., N. Emery & M. Stanton (2006). Ecological factors limiting the distribution of *Gilia tricolor* in a California grassland mosaic. *Ecology* 87, 2736–2745.
- Barnett, T., J. Adam & D. Lettenmaier (2005). Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated region. *Nature* 438: 17, 303–309.
- Barrett R., R. Hollister, S. Oberbauer & C. Tweedie (2015). Arctic plant responses to changing abiotic factors in northern Alaska. *American journal of botany* 102: 12, 2020–2031.
- Bennie, J., B. Huntley & A. Wiltshire (2008). Slope, aspect and climate: spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological modelling* 216, 47– 59.
- Bertness, M. & R. Callaway (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology and evolution*, 9: 191–193.
- Bilbrough, C., J. Welker & W. Bowman (2000). Early spring nitrogen uptake by snow-covered plants: A comparison of arctic and alpine plant function under the snowpack. *Arctic, antarctic, and alpine research*. 32, 4, 404—411
- Billings W. (1973) Arctic and alpine vegetation: similarities, differences, and susceptibility to disturbance. *Bioscience*, 23, 697–704.
- Billings W.D. (1974) Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and alpine Research*, 6, 129–142.
- Billings W. & Mooney H. (1968) The ecology of Arctic and alpine plants. *Biological reviews*, 43, 481–529.

- Blok D., G. Schaepman-Strub, H. Bartholomeus, M. Heijmans, T. Maximov & F. Berendse (2011). The response of Arctic vegetation to the summer climate: relation between shrub cover, NDVI, surface albedo and temperature. *Environmental research letters*. 6, 1–9.
- Bockheim J.G. & C. Tarnocai. (1998). Recognition of cryoturbation for classifying permafrost affected soils. *Geoderma* 81: 3–4, 281–293.
- Bollen, K. A. (1989). *Structural equations with latent variables*. 528 s. John Wiley & Sons, New York.
- Brooker R., F. Maestre, R. Callaway, C. Lortie, L. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard & R. Michalet (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of ecology* 96, 18–34.
- Cardinale B., D. Bennett, C. Nelson & K. Gross (2009). Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity–diversity hypothesis in streams. *Ecology* 90:5, 1227–1241.
- Callaway, R. M., R. Brooker, P. Choler Z. Kikvidze, C. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. Pugnaire, B. Newingham, E. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze ja B. Cook (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417, 844–848.
- Dobrowski, S. (2011). A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global change biology* 17, 1022–1035.
- Duchesne D., G. Gauthier & D. Berteaux (2011). Habitat selection, reproduction and predation of wintering lemmings in the Arctic. *Oecologia* 167, 967–80.
- Dyer, J. (2009). Assessing topographic patterns in moisture use and stress using a water balance approach. *Landscape ecology* 24, 391–403.
- Ehrenfeld, J., B. Ravit & K. Elgersma (2005): Feedbacks in the plant-soil system. *Annual Review of environment and resources*. 30, 75–115.
- Epstein, E. & A. Bloom (2005). *Mineral nutrition of plants: principles and perspectives*. 380 s. Oxford.

- Fraser, R., T. Lantz, I. Olthof, S. Kokelj ja R. Sims (2014). Warming-induced shrub expansion and lichen decline in the Western Canadian Arctic. *Ecosystems*, 17: 1151–1168.
- French, H. (2013). *The periglacial environment*. 3. p. 480 s. John Wiley & Sons, Chippenham.
- Freppaz M., L. Celi, M. Marchelli & E. Zanini (2008). Snow removal and its influence on temperature and N dynamics in alpine soils (Vallee d'Aoste, northwest Italy). *Journal of plant nutrition and soil science*, 171, 672–680.
- Gillman, L. & S. Wright (2006). The influence of productivity on the species richness of plants: a critical assessment. *Ecology*, 87, 1234–1243.
- Grace, J.B. (2006). *Structural Equation Modeling and Natural Systems*. 365 s. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grace, J., M. Anderson, M. Smith, E. Seabloom, S. Andelman, G. Meche, E. Weiher, L. Allain, H. Jutila, M. Sankaran, J. Knops, M. Ritchie¹¹ & M. Willig (2007). Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology letters*, 10: 680–689.
- Grace, J.B., P. Adler, E. Seabloom, E. Borer, H. Hillebrand, H. Hautier (2012). Response to comments on “Productivity is a poor predictor of plant species richness”. *Science*, 335, 1441.
- Grace J., P. Adler, W.S. Harpole, E. Borer & E. Seabloom (2014). Causal networks clarify productivity–richness interrelations, bivariate plots do not. *Functional ecology*, 28, 787–798.
- Grace J., M. Anderson, E. Seabloom, E. Borer, P. Adler, W. S. Harpole, Y. Hautier, H. Hillebrand, E. Lind, M. Pärtel, J. Bakker, Y. Buckley, M. Crawley, E. Damschen, K. Davies, P. Fay, J. Firn, D. Gruner, A. Hector, J. Knops, A. MacDougall, B. Melbourne, J. Morgan, J. Orrock, S. Prober & M. Smith (2016). Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. *Nature*, 529, 390–393
- Grace, J. & J. Keeley (2006). A structural equation model analysis of postfire plant diversity in California shrublands. *Ecological applications*, 16:2, 503–514.
- Grace, J., & Pugsek, B. (1997). A Structural Equation Model of Plant Species Richness and Its Application to a Coastal Wetland. *The American naturalist* 149:3, 436–460.

- Graham, M. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84, 2809–2815.
- Graham E., P. Rundel, W. Kaiser, Y. Lam, M. Stealey & E. Yuen (2012). Fine-scale patterns of soil and plant surface temperatures in an alpine fellfield habitat, White Mountains, California. *Arctic, antarctic, and alpine research* 44:3, 288–295.
- Grime, J. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242, 344–347.
- Grime, J. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26–31.
- Grime, J. (1979) *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. 417 s. John Wiley & Sons, Chichester.
- Guisan, A., Edwards, T.C. & Hastie T. (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling*, 157: 89–100.
- Guisan, A. & N. Zimmermann (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*, 135: 147 – 186.
- Hacker, S. & S. Gaines (1997). Some implications of direct positive interactions for community and species diversity. *Ecology*, 78:7, 1990–2003.
- Hallingbäck, T., N. Lönnell, L. Hedenäs & P. von Knorring (2006). *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Bladmossor: sköldmossor–blåmossor. Bryophyta: Buxbaumia–Leucobryum*. ArtDatabanken. Uppsala. 416 s.
- Hallingbäck, T., N. Lönnell, H. Weibull, P. von Knorring, M. Korotynska, C. Reisborg, C. & M. Birgerson (2008). *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Bladmossor: kompaktmossor. Bryophyta: Anoetangium - Orthodontium*. ArtDatabanken. SLU. Uppsala. 504 s.
- Hallinger, M., M. Manthey & M. Wilmking (2010). Establishing a missing link: warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia. *New Phytologist* 186, 890–899.
- Hedenäs, L., C. Resiborg & T. Hallingbäck (2014). *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Bladmossor: skirmossor - baronmossor. Bryophyta: Hookeria - Anomodon*. ArtDatabanken. SLU. Uppsala, 366 s.

- Helle T., & I. Kojola (2008). Demographics in an alpine reindeer herd: effects of density and winter weather. *Ecography* 31, 221–230.
- Hjort, J. & M. Luoto (2009). Interaction of geomorphic and ecologic features across altitudinal zones in a subarctic landscape. *Geomorphology* 112: 324–333.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American naturalist* 113, 81–101.
- Holtmeier, F.-K. & G. Broll (1992). The influence of tree islands and microtopography on pedoecological conditions in the forest-alpine tundra ecotone on Niwot Ridge, Colorado Front Range, U.S.A. *Arctic and alpine research* 24: 3, 216–228
- Hooper, D.U., F.S. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. Lawton, D. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. Symstad, J. Vandermeer & D. Wardle (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75, 3–35.
- Hämet-Ahti, L., J. Suominen, T. Ulvinen & P. Uotila (toim.) 1998: *Retkeilykasvio*, 4. p. 656 s. Luonnontieteellisen keskusmuseon kasvimuseo Helsinki.
- Inouye, D. W. (2000) The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology letters* 3: 5, 457–463.
- Intergovernmental panel on climate change (2007). Climate change 2007: the physical science basis. S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor, & H. L. Miller (toim.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Intergovernmental panel on climate change (2018). Impacts of 1.5°C global warming on natural and human systems. *Teoksessa* Global warming of 1.5 °C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5 °C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H. O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J. B. R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M. I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, T. Waterfield (toim.). Painossa.

- Isard S. (1986). Factors influencing soil-Moisture and plant community distribution on Niwot Ridge, Front Range, Colorado, USA. *Arctic and alpine research* 18: 83–96.
- Iversen, C., V. Sloan, P. Sullivan, E. Euskirchen, A. McGuire, R. Norby, A. Walker, J. Warren, & S. Wullschleger (2015). The unseen iceberg: plant roots in arctic tundra. *New phytologist* 205, 34–58.
- Johnson, M., D. Huggins, & F. deNoyelles (1991). Ecosystem modeling with LISREL: a new approach for measuring direct and indirect effects. *Ecological Applications* 4: 383–398.
- Kohler J, Brandt O, Johansson M & Callaghan T. (2006). A long-term Arctic snow depth record from Abisko, northern Sweden, 1913–2004. *Polar research* 25, 91–113
- Kreyling J. (2010). Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance. *Ecology*, 91:7, 1939–1948.
- Kuussaari, M., R. Bommarco, R. Heikkinen, A. Helm, J. Krauss, R. Lindborg, E. Öckinger, E., M. Pärtel, J. Pino, F. Rodà, C. Stefanescu, T. Teder, M. Zobel & I. Steffan-Dewenter (2009). "Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation". *Trends in ecology & evolution*. 24:10, 564–71.
- Körner, C. (1998). A reassessment of high-elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115, 445–459.
- Körner, C. (2003). *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 349 s. Springer, Berlin.
- Lefcheck, J. (2015). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in ecology and evolution*, 7, 573–579.
- Lenoir, J., B. Graae, P. Aarrestad, I. Alsos, W. Armbruster, G. Austrheim, C. Bergendorff, H. Birks, K. Brathen, J. Brunet, H. Bruun, C. Dahlberg, G. Decocq, M. Diekmann, M. Dynesius, R. Ejrnaes, J. Grytnes, K. Hylander, K. Klanderud, M. Luoto, A. Milbau, M. Moora, B. Nygaard, A. Odland, V. Ravolainen, S. Reinhardt, S. Sandvik, F. Schei, J. Speed, L. Tveraabak, V. Vandvik, L. Velle, R. Virtanen, M. Zobel & J. Svenning (2013). Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across Northern Europe. *Global change biology* 19: 1470–1481.

- Le Roux, P. C., J. Aalto & M. Luoto (2013). Soil moisture's underestimated role in climate change impact modelling in low-energy systems. *Global change biology* 19, 2965–2975.
- le Roux, P., R. Virtanen, R. Heikkinen & M. Luoto (2012). Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. *Ecography* 35: 11, 1048–1056.
- Lookingbill T. & D. Urban (2004). An empirical approach towards improved spatial estimates of soil moisture for vegetation analysis. *Landscape Ecology* 19: 417–433
- Lundquist, J., N. Pepin & C. Rochford (2008). Automated algorithm for mapping regions of cold-air pooling in complex terrain. *Journal of geophysical research* 113, 1–15.
- Nagy L. & G. Grabherr (2009). *The biology of alpine habitats*. 390 s. Oxford University Press, Oxford.
- Nelder, J. & R. Wedderburn (1972). Generalized linear models. *Journal of the royal statistical society series A-general*. 135: 3, 370–384.
- Niittynen, P., R. Heikkinen & M. Luoto (2018). Snow cover is a neglected driver of Arctic biodiversity loss. *Nature climate change* 8, 997–1001.
- Niittynen, P. & M. Luoto (2018). The importance of snow in species distribution models of arctic vegetation. *Ecography* 41, 1024–1037.
- Nilsen, J. (1985). Light climate in Northern Areas. *Plant Production in the North*. Procedures of Plant Adaptation Workshop, Tromsø, Norway, Sept. 4–9, 1983, A. Kaurin, O. Juntilla, J. Nilsen (toim.) 62–72. Universitetsforlaget, Tromssa.
- Maestre, F., R. Callaway, F. Valladares ja C. Lortie (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97, 5: 199–205.
- Maestre, F. & J. Cortina (2004). Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London*, B271: S331–S333
- McCune, B. & D. Keon. (2002). Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of vegetation science* 13: 603–606.
- Mod, H. P. le Roux & M. Luoto (2014). Outcomes of biotic interactions are dependent on multiple environmental variables. *Journal of vegetation science* 25: 1024 – 1032.

- Mod, H., D. Scherrer, M. Luoto & A. Guisan (2016). What we use is not what we know: environmental predictors in plant distribution models. *Journal of vegetation science* 27, 1308–1322.
- Moeslund, J., L. Arge, P. Bøcher, T. Dalgaard & J-C. Svenning (2013). *Nordic journal of botany* 31, 129–144.
- Moles, A., S. Perkins, S. Laffan, H. Flores-Moreno, M. Awasthy, M. Tindall, L. Sack, A. Pitman, J. Kattge, L. Aarssen, M. Anand, M. Bahn, B. Blonder, J. Cavender-Bares, J. Cornelissen, W. Cornwell, S. Diaz, J. Dickie, G. Freschet, J. Griffiths, A. Gutierrez, F. Hemmings, T. Hickler, T. Hitchcock, M. Keighery, M. Kleyer, H. Kurokawa, M. Leishman, K. Liu, U. Niinemets, V. Onipchenko, Y. Onoda, J. Penuelas, V. Pillar, P. Reich, S. Shiodera, A. Siefert, E. Sosinski Jr., N. Soudzilovskaia, E. Swaine, N. Niskanen, A., R. Heikkinen, H. Mod, H. Väre & M. Luoto (2017). Improving forecasts of arctic-alpine refugia persistence with landscape-scale variables. *Geografiska annaler: Series A, Physical geography*. 99, 1: 2–14.
- Pajunen, A. M., Oksanen, J., & R. Virtanen (2011). Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra. *Journal vegetation science* 22, 837–846.
- Pajunen, A. M. Luoto & J. Soininen (2017). Unravelling direct and indirect effects of hierarchical factors driving microbial stream communities. *Journal of biogeography* 44: 10, 1–10.
- Tyrbirk, K., M.-C. Nilsson, A. Michelsen, H. Kristensen, A. Shevtsova, M. Strandberg, M. Johansson, K. E. Nielsen, T. Riis-Nielsen, B. Strandberg & I. Johnsen (2000). Nordic *Empetrum* dominated ecosystems: function and susceptibility to environmental changes. *Ambio* 29, 90–97.
- Oksanen, L. (1990) Predation, herbivory and plant strategies along gradients of primary productivity. *Teoksessa Perspectives to plant competition* (toim. Tilman D. & J. Grace), s. 445–473. Academic Press, Lontoo.
- Parmentier F., M. van der Molen, J. van Huissteden, S. Karsanaev & A. Kononov (2011). Longer growing seasons do not increase net carbon uptake in the northeastern Siberian tundra. *Journal of geophysical research* 116: G4, 1–11
- Pearson, R., S. Phillips, M. Lorranty, P. Beck, T. Damoulas, S. Knight & S. Goetz (2013). Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature climate change*, 3: 673–677.

- Pickering C., K. Green, A. Augustina Barros & S. Venn (2014). A resurvey of late-lying snowpatches reveals changes in both species and functional composition across snowmelt zones. *Alpine botany*. 124, 93–103.
- Pärtel, M., K. Zobel, L. Laanisto, R. Szava-Kovats & M. Zobel (2010). The productivity-diversity relationship: varying aims and approaches. *Ecology* 91, 2565–2567.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Wien. <https://www.r-project.org/>
- Riihimäki H., J. Heiskanen & M. Luoto (2017). The effect of topography on arctic-alpine aboveground biomass and NDVI patterns. *International journal of applied earth observation and geoinformation*. 56: 44–53.
- Ryvarden L. (1969). The vascular plants of Rastigaissa area (Finnmark, Northern Norway). *Acta borealia* 26, 1–56.
- Scherrer D. & C. Körner (2011). Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming. *Journal of biogeography* 38, 406–416.
- Seddon, A., M. Macias-Fauria, P. Long, D. Benz & K. Willis (2016). Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature* 531: 229–232.
- Shipley, B. (2000). *Cause and correlation in biology: a user's guide to path analysis, structural equations and causal inference*. 316 s. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shipley, B. (2013). The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test. *Ecology* 94: 3, 201, 560–564.
- Soo Park J., S. Deokjoo, Y. Lee, J. Yun & E. Lee (2018). Multivariate relationships between snowmelt and plant distributions in the High Arctic tundra. *Journal of plant biology* 61, 33–39.
- Stenroos, S., Ahti, T., Lohtander, K. & Myllys, L. 2011. *Suomen jäkäläopas*. Luonnontieteellisen keskusmuseon kasvimuseo. Sastamala. 534 s.
- Stewart L., C. Simonsen, J-C. Svenning, N. Schmidt & L. Pellissier (2018). Forecasted homogenization of high Arctic vegetation communities under climate change. *Journal of biogeography* 45: 11, 2576–2587.

- Stoy, P., L. Street, A. Johnson, A. Prieto-Blanco & S. Ewing (2012). Temperature, heat flux, and reflectance of common subarctic mosses and lichens under field conditions: Might changes to community composition impact climate-relevant surface fluxes? *Arctic, antarctic, and alpine research* 44:4, 500–508.
- Sturm, M., J. Holmgren, M. König, & K. Morris (1997). The thermal conductivity of seasonal snow. *Journal of glaciology* 43, 26–41.
- Sturm M., Racine C. & Tape K. (2001). Increasing shrub abundance in the arctic. *Nature* 411, 546–547
- Sturm M, J. Schimel, G. Michaelson, M. Welker, S. Oberbauer, G. Liston, J. Fahnestock & V. Romanovsky (2005). Winter biological processes could help convert Arctic tundra to shrub land. *Bioscience* 55, 17–26.
- Taiz, L. & E. Zeiger (2002). *Plant physiology*. 690 s. Sinauer, Oxford.
- Tømmervik, H., F. Wielgolaski, S. Neuvonen, B. Solberg & K. Høgda (2005). Biomass and production on a landscape level in the mountain birch forests. *Teoksessa Wielgolaski, F. (toim.) Plant Ecology, Herbivory and human impact in mountain birch forests* 55–70. Springer, Berliini.
- Van der Kolk H-J, M. Monique, J. Heijmans, J. van Huissteden, F. Pullens & F. Berendse (2016). Potential Arctic tundra vegetation shifts in response to changing temperature, precipitation and permafrost thaw. *Biogeosciences* 13, 6229–6245
- Virtanen, R. J., & S. Euroola (1997). Middle northern (oro)arctic vegetation of northern Europe: community types and vegetation gradients. *Acta phytogeographica Suecica*, 82, 1–60.
- Virtanen, R., J. Oksanen, L. Oksanen, & V. Razzhivin (2006). Broad-scale vegetation-environment relationships in Eurasian high-latitude areas. *Journal of vegetation Science* 17, 519–528.
- Virtanen, R., M. Luoto, T. Rämä, K. Mikkola, J. Hjort, J-A Grytnes & H. Birks (2010). Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global ecology and biogeography* 19, 810–821.
- Virtanen R., L. Oksanen, T. Oksanen, J. Cohen, B. Forbes, B. Johansen, J. Käyhkö, J. Olofsson, J. Pulliainen & H. Tømmervik (2016). Where do the treeless tundra areas of northern highlands

fit in the global biome system: toward an ecologically natural subdivision of the tundra biome. *Ecology and evolution*. 6: 1, 143–158.

Vuorinen, K., L. Oksanen, T. Oksanen, A. Pyykönen, J. Olofsson, R. Virtanen (2017). Open tundra persist, but arctic features decline-Vegetation changes in the warming Fennoscandian tundra. *Global change biology* 23, 9: 3794–3807.

Väre, H. & R. Partanen (2009). *Suomen tunturikasvio*. 255 s. Metsäkustannus, Hämeenlinna.

Walker D., W. Billings & J. de Molenaar (1999). Snow-vegetation interactions in tundra environments. *Teoksessa* Jones H., J. W. Pomeroy, D. Walker & R. Hoham (toim.): *Snow ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Walker D., M. Raynolds, F. Daniëls, E. Einarsson, A. Elvebakk, W. Gould, A. Katenin, S. Kholod, C. Markon, E. Melnikov, N. Moskalenko, S. Talbot & B. Yurtsev (2005). The circumpolar arctic vegetation map. *Journal of vegetation science*. 16, 3: 267–282.

Walker M., C. Wahren, R. Hollister, G. Henry, L. Ahlquist, J. Alatalo, M. Bret-Harte, M. Calef, T. Callaghan, A. Carroll, H. Epstein, I. Jonsdottir, J. Klein, B. Magnusson, U. Molau, S. Oberbauer, S. Rewa, C. Robinson, G. Shaver, K. Suding, C. Thompson, A. Tolvanen, O. Totland, P. Turner, C. Tweedie, P. Webber & P. Wookey (2006). Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of national academy of sciences*. 103, 1342–1346.

Walker D., M. Leibman, H. Epstein, B. Forbe, U. Bhatt, M. Raynolds, J. Comiso, A. Gubarkov, A. Khomutov, G. Jia, E. Kaarlejärvi, J. Kaplan, T. Kumpula, P. Kuss, G. Matyshak, N. Moskalenko, P. Orekhov, V. Romanovsky, N. Ukraintsev & Q. Yu (2009). Spatial and temporal patterns of greenness on the Yamal Peninsula, Russia: interactions of ecological and social factors affecting the Arctic normalized difference vegetation index. *Environmental research letters* 4: 4, 1–16.

Weijers, S., A. Buchwal, D. Blok, J. Löffler & B. Elberling (2017). High Arctic summer warming tracked by increased *Cassiope tetragona* growth in the world's northernmost polar desert. *Global change biology* 23:11, 5006–5020.

Wipf S., C. Rixen & C. Mulder (2006). Advanced snowmelt causes shift toward positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global change biology* 12, 1–11.

- Wookey P., J. Welker, A. Parson, M. Press, T. Callaghan & J. Lee (1994). Differential growth, allocation and photosynthetic responses of *Polygonum viviparum* to simulated environmental change at a high arctic polar semidesert. *Oikos* 70, 131–139.
- Zhang, F., L. Hongqin, W. Wang, Y. Li, L. Li, X. Guo, y. Du, Q. Li, Y. Yang, G. Cao & Y. Li (2018). Net radiation rather than surface moisture limits evapotranspiration over a humid alpine meadow on the northeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecohydrology* 11, 1–11.

Liitteet

Liite 1.

Rakenneyhtälömallinnuksen ympäristötekijöiden vaikutuskertoimet vastemuuttujiin, suhteen merkitsevyys ja lineaarisuus.

	Lumi	NDVI	Putkilokasvit	Sammalet	Jäkälät
GDD	-0.44	0.73	0.16 ²	-0.08	0.18 ²
TPI	-0.4	-0.05	-0.07	-0.14	0.09
Lumi	-	0.40 ²	0.10 ²	0.14	0.32 ²
NDVI	0.40 ²	-	0.76 ²	0.74 ²	0.53 ²
Ca	-	-	0.07	0.14	-
Säteily	-	-	0.05	-0.07	-0.07

Liite 2.

Rakenneyhtälömallin luominen

#asennetaan tarvittavat paketit

```
install.packages("devtools")  
library("devtools")  
install_github("jslefche/piecewiseSEM")  
install.packages("SpatialCorrect")  
library("spatialCorrect")  
library(piecewiseSEM)
```

#luetaan aineisto

```
#aineisto=read.csv("D:/rkoti/Data2017/2017.csv", header = TRUE, dec=".", sep=";")
```

#Metamallin pohjalta luodaan rakenneyhtälömalli

```
vascmodel=list(  
  lm(snow~GDD+TPI+TPI2,data=aineisto),  
  lm(NDVI~GDD+GDD2+TPI+TPI2+snow+snow2+radiation+radiation2+soil+soil2,data=aineisto),  
  lm(vasc~NDVI+NDVI2+snow+snow2+soil+soil2+TPI+GDD+GDD2+radiation, data=aineisto))
```

#mallin testaaminen

```
sem.fit(vascmodel,corr.errors =
c("snow~~snow2","NDVI~~NDVI2","snow~~NDVI","snow~~NDVI2","GDD~~GDD2","soil~~soil2","TPI~~TPI2","snow~~s
oil"),aineisto,conditional = T)
```

```
sem.model.fits(vascmodel)
```

```
sem.coefs(vascmodel,corr.errors =
c("snow~~snow2","NDVI~~NDVI2","snow~~NDVI","snow~~NDVI2","GDD~~GDD2","soil~~soil2","TPI~~TPI2","snow~~s
oil"),aineisto,standardize = "none")
```

#muokataan mallia, kunnes saadaan merkitseviä tuloksia

```
vascmodel2=list(
  lm(snow~GDD+GDD2+TPI+TPI2,data=aineisto),
  lm(NDVI~GDD+GDD2+TPI+TPI2+snow+snow2+radiation+radiation2+soil+soil2,data=aineisto),
  lm(vasc~NDVI+NDVI2+snow+snow2+soil+soil2+TPI+GDD+GDD2+radiation,data=aineisto))
```

```
vascmodel3=list(
  lm(snow~GDD+TPI+TPI2,data=aineisto),
  lm(NDVI~GDD+GDD2+TPI+TPI2+snow+snow2+radiation+radiation2,data=aineisto),
  lm(vasc~NDVI+NDVI2+snow+snow2+soil+TPI+GDD+GDD2,data=aineisto))
```

#muokataan mallia useita kertoja, välivaiheita jätetty tässä pois

#mallia testataan jokaisen iteraation jälkeen

```
vascmodel5=list(
  lm(snow~GDD+TPI,data=aineisto),
  lm(NDVI~GDD+TPI+snow+snow2+radiation+radiation2,data=aineisto),
  lm(vasc~soil+NDVI+NDVI2+snow+snow2+soil+TPI+GDD+GDD2+radiation,data=aineisto))

sem.fit(vascmodel5,corr.errors=
c("NDVI~~GDD2","snow~~GDD2","snow~~snow2","NDVI~~NDVI2","snow~~NDVI","snow~~NDVI2","snow~~soil","ND
VI~~soil"),aineisto,conditional = T)

sem.model.fits(vascmodel5)

sem.coefs(vascmodel5,corr.errors=
c("NDVI~~GDD2","snow~~GDD2","snow~~snow2","NDVI~~NDVI2","snow~~NDVI","snow~~NDVI2","snow~~soil","ND
VI~~soil"),aineisto,standardize="none")
```

#luodaan vaadittavat komposiitit mallin perusteella:

#kerrotaan muuttujat ja muuttujan neliö mallista saaduilla ensimmäisen ja toisen asteen koeffisienteillä

```
aineisto$TPI.Csnow=(-0.09505869)*TPI+(-0.04145222)*TPI2
aineisto$snow.CNDVI=(-10.59723647)*snow2+45.86837480*snow
```

```

aineisto$radiation.Csnow=(-1.87310576)*radiation+1.47829875*radiation2
aineisto$radiation.CNDVI=(-1.87310576)*radiation+1.47829875*radiation2
aineisto$NDVI.Cvasc=2.89328635*NDVI+(-1.69926738)*NDVI2
aineisto$snow.Cvasc=34.99479241*snow+(-7.74463541)*snow2
aineisto$TPI.Cvasc=-0.16610155*TPI+(-0.08908379)*TPI2
aineisto$snow.Clich=(-18.75117733)*snow+3.80636211*snow2
aineisto$snow.Cmoss=16.67008665*snow+(-3.62384763)*snow2
aineisto$NDVI.Cmoss=1.51932096*NDVI+(-1.00365513)*NDVI2
aineisto$NDVI.Clich=3.93259218*NDVI+(-4.06941905)*NDVI2
aineisto$TPI.CNDVI=(-0.04688023)*TPI+(-0.03816029)*TPI2
aineisto$GDD.Cvasc=2.38565213*GDD+(-0.73796920)*GDD2
aineisto$GDD.Clich=2.84361358*GDD+(-0.89976047)*GDD2

```

```

#####
vascmodel6=list(
  lm(snow~GDD+TPI,data=aineisto),
  lm(NDVI~TPI+GDD+snow.CNDVI,data=aineisto),
  lm(vasc~TPI+NDVI.Cvasc+snow.Cvasc+GDD.Cvasc+soil+radiation,data=aineisto))

```

```

sem.fit(vascmodel6,corr.errors = c("snow~~soil","snow~~snow.CNDVI","NDVI~~NDVI.
Cvasc","snow~~NDVI","NDVI~~NDVI.Cvasc","snow~~GDD.Cvasc","NDVI~~GDD.Cvasc","vas
c~~NDVI"),aineisto,conditional = T)

```

```

sem.model.fits(vascmodel6)

```

```

sem.coefs(vascmodel6,corr.errors = c("snow~~soil","snow~~snow.CNDVI","NDVI~~NDV
I.Cvasc","snow~~NDVI","NDVI~~NDVI.Cvasc","snow~~GDD.Cvasc","NDVI~~GDD.Cvasc","v
asc~~NDVI"),aineisto,standardize ="scale")

```

```

#####
mossmodel7=list(
  lm(snow~GDD+TPI,data=aineisto),
  lm(NDVI~TPI+GDD+snow.CNDVI,data=aineisto),
  lm(moss~GDD+TPI+NDVI.Cmoss+snow+soil+radiation,data=aineisto))

```

```

sem.fit(mossmodel7,corr.errors = c("moss~~snow.CNDVI","snow~~soil","snow~~snow.
CNDVI","NDVI~~NDVI.Cmoss","snow~~NDVI","NDVI~~NDVI.Cmoss","moss~~NDVI"),aineist
o,conditional = T)

```

```

sem.model.fits(mossmodel7)

```

```

sem.coefs(mossmodel7,corr.errors = c("moss~~snow.CNDVI","snow~~soil","snow~~sno
w.CNDVI","NDVI~~NDVI.Cmoss","snow~~NDVI","NDVI~~NDVI.Cmoss","moss~~NDVI"),ainei
sto,standardize ="scale")

```

```

#####
lichmodel7=list(
  lm(snow~GDD+TPI,data=aineisto),
  lm(NDVI~TPI+GDD+snow.CNDVI,data=aineisto),
  lm(lich~GDD.Clich+radiation+TPI+NDVI.Clich+snow.Clich,data=aineisto))

```

```
sem.fit(lichmodel7,corr.errors = c("lich~~snow.CNDVI","snow~~soil","snow~~snow.CNDVI","snow~~NDVI","NDVI~~NDVI.Clich","lich~~NDVI","snow~~GDD.Clich","NDVI~~GDD.Clich","lich~~NDVI","lich~~snow"),aineisto,conditional = T)
```

```
sem.model.fits(lichmodel7)
```

```
sem.coefs(lichmodel7,corr.errors = c("lich~~snow.CNDVI","snow~~soil","snow~~snow.CNDVI","snow~~NDVI","NDVI~~NDVI.Clich","lich~~NDVI","snow~~GDD.Clich","NDVI~~GDD.Clich","lich~~NDVI","lich~~snow"),aineisto,standardize ="scale")
```

```
par(mfrow=c(2,3))
```

```
partial.resid(vasc~GDD, vascmodel6p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(vasc~soil, vascmodel6p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(vasc~TPI, vascmodel6p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(vasc~radiation, vascmodel6p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(vasc~snow, vascmodel6p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(vasc~NDVI, vascmodel6p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
par(mfrow=c(2,3))
```

```
partial.resid(moss~GDD, mossmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(moss~soil, mossmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(moss~TPI, mossmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(moss~radiation, mossmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(moss~snow, mossmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(moss~NDVI, mossmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
par(mfrow=c(2,3))
```

```
partial.resid(lich~GDD, lichmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(lich~soil, lichmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(lich~TPI, lichmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(lich~radiation, lichmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(lich~snow, lichmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

```
partial.resid(lich~NDVI, lichmodel7p, aineisto, return.data.frame = F)
```

#printataan tulokset

```
print(sem.model.fits(vascmodel6p))
```

```
print(sem.model.fits(mossmodel7p))
```

```
print(sem.model.fits(lichmodel7p))
```

```
coeffsv1 <- sem.coefs(vascmodel6p, data = aineisto,standardize = "scale",
```

```

corr.errors = c("snow~~soil","snow~~NDVI"))
print("VASCULAR STANDARDIZED:");print(coeffsv1)

coeffsv2 <- sem.coefs(vascmodel6p, data = aineisto, standardize = "none",
corr.errors = c("snow~~soil","snow~~NDVI"))
print("VASCULAR NON-STANDARDIZED:");print(coeffsv2)
#
coeffsm1 <- sem.coefs(mossmodel7p, data = aineisto,standardize = "scale",
corr.errors = c("snow~~soil","snow~~NDVI"))
print("MOSS STANDARDIZED:");print(coeffsm1)

coeffsm2 <- sem.coefs(mossmodel7p, data = aineisto, standardize = "none",
corr.errors = c("snow~~soil","snow~~NDVI"))
print("MOSS NON-STANDARDIZED:");print(coeffsm2)
#
coeffsl1 <- sem.coefs(lichmodel7p, data = aineisto,standardize = "scale",
corr.errors = c("snow~~soil","snow~~NDVI"))
print("LICHEN STANDARDIZED:");print(coeffsl1)

coeffsl2 <- sem.coefs(lichmodel7p, data = aineisto, standardize = "none",
corr.errors = c("snow~~soil","snow~~NDVI"))

>print("LICHEN NON-STANDARDIZED:");print(coeffsl2)
> print(sem.model.fits(vascmodel6p))

  Class   Family   Link    n R.squared
1    lm gaussian identity 1200 0.2818033
2    lm gaussian identity 1200 0.7594161
3    lm gaussian identity 1200 0.5606370
> print(sem.model.fits(mossmodel7p))
  Class   Family   Link    n R.squared
1    lm gaussian identity 1200 0.2818033
2    lm gaussian identity 1200 0.7594161
3    lm gaussian identity 1200 0.3650434
> print(sem.model.fits(lichmodel7p))
  Class   Family   Link    n R.squared
1    lm gaussian identity 1200 0.2818033
2    lm gaussian identity 1200 0.7594161
3    lm gaussian identity 1200 0.3608439

> print("VASCULAR STANDARDIZED:");print(coeffsv1)
[1] "VASCULAR STANDARDIZED:"
      response predictor      estimate std.error p.value
1      snow      GDD -0.43731080 0.02502288 0.0000 ***
2      snow      TPI -0.40328933 0.02502288 0.0000 ***
3      NDVI      GDD  0.66852918 0.01623229 0.0000 ***
4      NDVI    snow -0.35906640 0.01673578 0.0000 ***
5      NDVI      TPI -0.09333565 0.01598366 0.0000 ***
6      vasc      NDVI  0.74011227 0.03916363 0.0000 ***
7      vasc      soil  0.21480066 0.01968107 0.0000 ***
8      vasc radiation 0.05889965 0.01987567 0.0031 **
9      vasc      TPI -0.05103953 0.02206674 0.0209 *
10     vasc      snow  0.02026375 0.02686171 0.4508
11     vasc      GDD -0.01165761 0.03469884 0.7370
12    ~~ snow    ~~ soil  0.11869986      NA 0.0000 ***
13    ~~ snow    ~~ NDVI -0.52717760      NA 1.0000

> print("MOSS STANDARDIZED:");print(coeffsm1)
[1] "MOSS STANDARDIZED:"

```

	response	predictor	estimate	std.error	p.value	
1	snow	GDD	-0.43731080	0.02502288	0.0000	***
2	snow	TPI	-0.40328933	0.02502288	0.0000	***
3	NDVI	GDD	0.66852918	0.01623229	0.0000	***
4	NDVI	snow	-0.35906640	0.01673578	0.0000	***
5	NDVI	TPI	-0.09333565	0.01598366	0.0000	***
6	moss	NDVI	0.64593064	0.04708073	0.0000	***
7	moss	soil	0.20491329	0.02365969	0.0000	***
8	moss	TPI	-0.11998972	0.02652763	0.0000	***
9	moss	radiation	-0.06654680	0.02389362	0.0054	**
10	moss	snow	0.05716267	0.03229192	0.0770	
11	moss	GDD	-0.06576453	0.04171336	0.1152	
12	~~ snow	~~ soil	0.11869986	NA	0.0000	***
13	~~ snow	~~ NDVI	-0.52717760	NA	1.0000	

```
> print("LICHEN STANDARDIZED:");print(coeffs11)
```

```
[1] "LICHEN STANDARDIZED:"
```

	response	predictor	estimate	std.error	p.value	
1	snow	GDD	-0.43731080	0.02502288	0.0000	***
2	snow	TPI	-0.40328933	0.02502288	0.0000	***
3	NDVI	GDD	0.66852918	0.01623229	0.0000	***
4	NDVI	snow	-0.35906640	0.01673578	0.0000	***
5	NDVI	TPI	-0.09333565	0.01598366	0.0000	***
6	lich	snow	-0.38322547	0.03214027	0.0000	***
7	lich	NDVI	0.25555064	0.04717809	0.0000	***
8	lich	TPI	0.13654734	0.02653837	0.0000	***
9	lich	radiation	-0.05558900	0.02394460	0.0204	*
10	lich	GDD	0.00580442	0.04167948	0.8893	
11	~~ snow	~~ soil	0.11869986	NA	0.0000	***
12	~~ snow	~~ NDVI	-0.52717760	NA	1.0000	

#GLM-mallien tulokset

#putkilokasvit

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-6.836e+00	6.072e-01	-11.257	< 2e-16 ***
NDVI	5.787e+00	2.906e-01	19.918	< 2e-16 ***
I(NDVI^2)	-3.962e+00	2.717e-01	-14.582	< 2e-16 ***
Lumi	7.332e-02	7.220e-03	10.156	< 2e-16 ***
I(Lumi^2)	-2.140e-04	2.211e-05	-9.680	< 2e-16 ***
kalkki	3.034e-03	2.464e-04	12.314	< 2e-16 ***
TPI100	-4.561e-02	4.473e-03	-10.196	< 2e-16 ***
I(TPI100^2)	-1.754e-03	4.598e-04	-3.815	0.000136 ***
säteily	5.533e-01	1.012e-01	5.466	4.61e-08 ***
GDD5	7.502e-03	8.459e-04	8.869	< 2e-16 ***
I(GDD5^2)	-1.114e-05	1.291e-06	-8.630	< 2e-16 ***

#sammalet

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-1.780e+00	7.040e-01	-2.528	0.01146 *
NDVI	3.369e+00	3.702e-01	9.100	< 2e-16 ***
I(NDVI^2)	-1.640e+00	3.544e-01	-4.628	3.69e-06 ***
Lumi	2.460e-02	8.253e-03	2.980	0.00288 **
I(Lumi^2)	-5.922e-05	2.477e-05	-2.391	0.01681 *
kalkki	1.721e-03	3.469e-04	4.959	7.07e-07 ***
TPI100	-3.658e-02	4.861e-03	-7.526	5.23e-14 ***
Säteily	-2.388e+00	7.769e-01	-3.074	0.00211 **
I(Säteily^2)	2.305e+00	9.490e-01	2.429	0.01514 *
GDD5	4.588e-03	1.065e-03	4.307	1.65e-05 ***
I(GDD5^2)	-8.903e-06	1.679e-06	-5.302	1.15e-07 ***

#jäkälät

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.726e+00	5.960e-01	-4.573	4.81e-06 ***
NDVI	7.045e+00	3.102e-01	22.713	< 2e-16 ***
I(NDVI^2)	-7.251e+00	3.113e-01	-23.296	< 2e-16 ***
Lumi	6.306e-02	7.352e-03	8.577	< 2e-16 ***
I(Lumi^2)	-2.401e-04	2.313e-05	-10.378	< 2e-16 ***
TPI100	2.005e-02	3.868e-03	5.183	2.18e-07 ***
Säteily	-3.506e+00	5.441e-01	-6.444	1.16e-10 ***
I(Säteily^2)	3.853e+00	6.563e-01	5.870	4.36e-09 ***
GDD5	5.314e-03	8.149e-04	6.521	6.98e-11 ***
I(GDD5^2)	-9.362e-06	1.278e-06	-7.324	2.41e-13 ***